

Série A. N° 1201.
N° d'ordre 2069.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

H.-J. MARESQUELLE

Professeur au Lycée de Poitiers.

1^{re} THÈSE. — ÉTUDES SUR LE PARASITISME DES URÉDINÉES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

29 JUIN

Soutenues le 1929 devant la Commission d'examen :

MM. MOLLIARD *Président.*

JOLEAUD } *Assesseurs.*

ROBERT-LÉVY }

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1929

Série A. N° 1201.
N° d'ordre 2069.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

H.-J. MARESQUELLE

Professeur au Lycée de Poitiers.

1^{re} THÈSE. — ÉTUDES SUR LE PARASITISME DES URÉDINÉES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

29 JUIN

Soutenues le **1929** devant la Commission d'examen :

MM. MOLLIARD..... *Président.*

JOLEAUD..... }
ROBERT-LÉVY..... } *Assesseurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1929

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.
Doyens honoraires.... P. APPELL, M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires. V. BOUSSINESQ.
A. JOANNIS.
H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
R. DONGIER.
E. HÉROUARD.

Émile PICARD..... Analyse supérieure et algèbre supérieure.
G. KÖNIGS..... Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT..... Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET..... Électrotechnique générale.
F. WALLERANT..... Minéralogie.
H. ANDOYER..... Astronomie.
P. PAINLEVÉ..... Mécanique analytique et mécanique céleste.
Gabriel BERTRAND..... Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE..... Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY..... Zoologie (Évolution des êtres organisés).
G. URBAIN..... Chimie générale.
Émile BOREL..... Calcul des probabilités et physique mathém.
L. MARCHIS..... Aviation.
Jean PERRIN..... Chimie physique.
Rémy PERRIER..... Zoologie (Enseignement P. C. N.).
H. ABRAHAM..... Physique.
M. MOLLIARD..... Physiologie végétale.
E. CARTAN..... Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE..... Physiologie générale.
E. VESSIOT..... Théorie des fonctions et théorie des transformations.

Professeurs. A. COTTON..... Physique générale.
J. DRACH..... Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY..... Physique.
Charles PÉREZ..... Zoologie.
Léon BERTRAND..... Géologie structurale et géologie appliquée.
R. LESPIEAU..... Théories chimiques.
E. RABAUD..... Biologie expérimentale.
P. PORTIER..... Physiologie comparée.
É. BLAISE..... Chimie organique.
P.-A. DANCEARD..... Botanique.
Paul MONTEL..... Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT..... Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ..... Biologie maritime.
G. JULIA..... Mathématiques générales.
A. MAILHE..... Étude des combustibles.
L. LUTAUD..... Géographie physique et géologie dynamique.
Eugène BLOCH..... Physique théorique et physique céleste.
Henri VILLAT..... Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB..... Géologie.
P. PASCAL..... Chimie minérale.
Léon BRILLOUIN..... Théories physiques.
N..... Chimie appliquée.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

E. PÉCHARD..... Chimie (Enseignement P. C. N.).
V. AUGER..... Chimie analytique.
M. GUICHARD..... Chimie minérale.
A. GUILLET..... Physique.
C. MAUGUIN..... Minéralogie.
L. BLARINGHEM..... Botanique.
A. MICHEL-LÉVY..... Pétrographie.
A. PEREIMS..... Géologie.
A. DENJOY..... Calcul différentiel et calcul intégral.
H. BÉNARD..... Physique (P. C. N.).
E. DARMOIS..... Physique.
G. BRUHAT..... Physique.
H. MOUTON..... Chimie physique.
L. JOLEAUD..... Paléontologie.
M. JAVILLIER..... Chimie biologique.
A. DUFOUR..... Physique (P. C. N.).
F. PICARD..... Zoologie (Évolution des êtres organisés).
ROBERT-LÉVY..... Zoologie.
L. DUNOYER..... Optique appliquée.
A. GUILLERMOND..... Botanique (P. C. N.).
A. DEBIERNE..... Radioactivité.
M. FRÉCHET..... Calcul des probabilités et Physique mathématique.

Secrétaire..... Daniel TOMBECK.

ÉTUDES
SUR LE
PARASITISME DES URÉDINÉES

Par H. -J. MARESQUELLE

PROFESSEUR AU LYCÉE DE POITIERS

SOMMAIRE

INTRODUCTION	2
PARTIE PHYSIOLOGIQUE	4
RESPIRATION DES TISSUS ENVAHIS PAR DES URÉDINÉES.....	6
MESURES RELATIVES A L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE DES TISSUS ENVAHIS PAR DES URÉDINÉES.....	17
CONCLUSION DE LA PARTIE PHYSIOLOGIQUE.....	21
PARTIE MORPHOLOGIQUE	22
DESCRIPTIONS :	
Les hypertrophies localisées.....	24
Les attaques étendues	42
Le Balai de sorcière du Genévrier	53
Le Balai de sorcière du Sapin	61
Le Balai de sorcière de l'Airelle	83
Les Balais de sorcière provoqués par des Urédinées.....	92
LES MODES DE DÉFORMATION.....	95
L'HYPERTROPHIE	101
LA CROISSANCE VERTICALE DES BALAIS DE SORCIÈRE.....	109
CONCLUSIONS	117
BIBLIOGRAPHIE.....	120
EXPLICATION DES PLANCHES.....	123

INTRODUCTION

L'objet de ce travail est de déterminer le rôle joué par une Urédinée dans la vie de son hôte.

J'ai abordé deux questions tout à fait différentes : *une question physiologique* : quelle est la perturbation qui se manifeste dans la vie physiologique de l'hôte en présence du parasite? — *une question morphologique* : en quoi consiste l'action déformante exercée par certaines Urédinées sur leurs hôtes?

Ce travail a demandé un effort de nature très variée ; il a trouvé de toutes parts une aide précieuse. L'essentiel a été fait au Laboratoire de Botanique de l'École Normale Supérieure (1), sous la direction du Professeur BLARINGHEM. Toutes les mesures physiologiques ont été faites au Collège de France, où le Professeur ANDRÉ MAYER a bien voulu m'accueillir dans son laboratoire ; l'aide de mon ami LUCIEN PLANTEFOL a été pour moi du plus grand prix. J'ai eu le grand avantage de pouvoir travailler à l'Institut botanique de l'Université de Berne, sous la direction du Professeur ÉDOUARD FISCHER, qui m'a fait bénéficier de sa riche expérience de la biologie des Urédinées ; ce séjour a été décisif : M. FISCHER m'a appris à m'intéresser aux Balais de sorcière, qui sont devenus l'essentiel de mon argumentation (2). J'ai voulu faire une étude systématique des déformations provoquées par les Urédinées, d'après l'herbier spécial du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris : j'ai pu réaliser ce travail au laboratoire du Professeur MANGIN. Dans tout le cours de mes recherches, j'ai profité sans cesse des conseils et de la documentation de M. Foëx, Directeur de la Station de

(1) Les cultures ont été faites principalement à la Station Marcellin Berthelot, à Bellevue (Seine-et-Oise), et à l'Arboretum Gaston Allard, à Angers.

(2) En France, c'est M. GUINIER, Directeur de l'École nationale des Eaux et Forêts, qui a été mon meilleur guide dans l'étude des Balais de sorcière.

Pathologie végétale, qui est mon initiateur en phytopathologie. Au moment de terminer mon travail, j'ai eu le privilège de trouver dans le Doyen MOLLIARD le critique bienveillant et sévère qui m'a aidé à venir à bout d'une rédaction délicate. Enfin, le Professeur COSTANTIN veut bien accorder à ces lignes la précieuse hospitalité des *Annales* (1).

Je remercie très profondément tous mes maîtres.

J'exprime à M. BLARINGHEM toute ma reconnaissance affectueuse, parce qu'il m'a aidé sans cesse, me suggérant les idées les plus fécondes, me soutenant de sa confiance dans les moments où je désespérais d'un travail qui fut longtemps décevant.

(1) Quelques dessins, signés L. S., sont dus à la plume de M^{lle} SELTZER, que je remercie très vivement pour son artistique collaboration.

PARTIE PHYSIOLOGIQUE

Il s'agit de savoir si la présence d'un parasite se fait sentir dans la vie physiologique d'une plante. La méthode employée consiste à mesurer les échanges gazeux d'un tissu envahi, pour les comparer à ceux d'un tissu indemne. De cette manière, on n'apprend à connaître directement ni les fonctions de la plante attaquée, ni celles du parasite qui vit sur elle, mais seulement celles de l'association parasitaire prise en bloc : c'est dire qu'après avoir obtenu des chiffres il faut les interpréter ; ensuite, on peut faire des hypothèses sur la nature de l'action exercée par le parasite.

Tout l'effort de ce travail a été consacré à la respiration ; un petit nombre de mesures seulement ont été faites sur l'assimilation chlorophyllienne.

Beaucoup d'espèces d'Urédinées ont servi de matériel d'étude. Les plus avantageuses sont celles qui s'étendent sur leur hôte en plages continues d'assez grande dimension, notamment celles dont le mycélium occupe des feuilles entières : c'est le cas, par exemple, de plusieurs espèces d'*Uromyces* ou d'*Endophyllum*, vivant sur des Euphorbes ; on a la certitude de travailler sur un matériel constant et bien défini, puisque la répartition du parasite est régulière. Bien d'autres espèces sont dans ce cas, par exemple les Rouilles de la Pervenche, de la Grande-Consoude, de la Joubarbe, sur lesquelles des mesures de respiration ont été faites dans ce travail. Mais la plupart des Urédinées n'ont qu'un mycélium local, ne dépassant pas le voisinage des sores : si les plages sont assez grandes et assez bien délimitées pour pouvoir être découpées, on peut constituer un lot de matériel homogène (exemple : la « Rouille grillagée » de la feuille du Poirier) ; en général, les plages sont trop petites : alors il faut choisir

des feuilles aussi régulièrement envahies que possible ; on réussit ainsi à travailler sur un matériel assez bien défini.

TECHNIQUE EXPÉRIMENTALE.

Pour la mesure des échanges respiratoires, j'ai employé la méthode de l'*atmosphère confinée* : les végétaux étaient introduits dans des flacons rodés ; puis ceux-ci étaient remplis d'air atmosphérique après établissement du vide et laissés dans l'obscurité à température constante, pendant un certain nombre d'heures (depuis cinq à six, jusqu'à vingt-quatre). Ce temps écoulé, l'atmosphère de chaque flacon était extraite par le vide, et une prise était analysée avec l'eudiomètre à absorption de LAULANIÉ-PLANTEFOL. Toutes corrections faites, les volumes d'oxygène absorbé et de gaz carbonique dégagé étaient rapportés au poids sec de l'organe étudié. Je renvoie, pour la description plus précise de cette technique, aux indications très complètes données par MAYER et PLANTEFOL (1), qui ont mis au point tout le dispositif expérimental.

Pour la mesure des échanges d'assimilation chlorophyllienne, la même méthode s'applique, sous quelques réserves seulement : l'atmosphère confinée offerte aux végétaux en expérience est enrichie en gaz carbonique pour permettre à la fonction assimilatrice de s'exercer pendant quelque temps ; la lumière est fournie par des rampes électriques, disposées de part et d'autre de la cuve du thermostat ; les flacons sont choisis de forme plate, disposés horizontalement ; les végétaux y sont placés soigneusement côte à côte, de manière à recevoir normalement et uniformément la lumière. En même temps que toute mesure d'assimilation, il faut faire, à titre de témoin permettant le calcul de la fonction chlorophyllienne nette, une mesure d'intensité respiratoire sur le même matériel. Comme les deux phénomènes sont de valeur numérique très inégale, on prolonge aussi très inégalement les deux expé-

(1) *Annales de Physiologie et Physico-chimie biologique*, t. I.

riences ; la mesure d'assimilation dure, selon les cas, de trois à dix fois moins longtemps que la mesure de respiration.

RESPIRATION DES TISSUS ENVAHIS PAR DES URÉDINÉES (1).

Les études de NICOLAS (2) ont montré que des tissus végétaux envahis par des Champignons parasites endophytes ont une respiration bien plus active que les mêmes tissus indemnes : ces observations concernaient des Champignons de groupes variés, notamment plusieurs Urédinées. Elles sont entièrement confirmées par les mesures faites dans le présent travail, dont voici quelques exemples.

Euphorbia Peplus L. envahie par *Melampsora Helioscopiæ* (Pers.) Wint. — Il s'agit de la forme à urédospores ; elle vit sur les tiges et les feuilles de l'Euphorbe, en plages peu étendues, limitées au voisinage des sores, et très irrégulièrement distribuées. Il n'y a aucune déformation de l'hôte. On constitue deux lots, l'un de feuilles saines, l'autre de feuilles attaquées ; celles-ci sont choisies aussi uniformément envahies que possible : chacune porte un grand nombre de pustules. Voici les chiffres (3) obtenus dans deux expériences :

3 septembre 1926. — Température : 21°,5.

	Feuilles saines.	Feuilles attaquées.
CO ² dégagé	1,69	2,17
O ² absorbé.....	1,95	2,42
$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2}$	0,87	0,90

Ainsi, de la feuille saine à la feuille attaquée, on observe une augmentation de l'intensité respiratoire, valant $\frac{2,42 - 1,95}{1,95}$, soit 24 p. 100.

(1) Ce chapitre est le développement d'une communication préliminaire donnée à l'Académie des Sciences le 23 juillet 1928.

(2) *C. R. de l'Académie des Sciences*, t. CLXX, 1920.

(3) Dans tous les tableaux qui suivent, les dégagements et les absorptions de gaz sont évalués en centimètres cubes par gramme sec de végétal et par heure. L'intensité respiratoire est définie par l'absorption d'oxygène.

6 octobre 1926. — Température: 17°,5.

	Feuilles saines.	• Feuilles attaquées.
CO ² dégagé	0,72	1,56
O ² absorbé.....	0,66	1,80
CO ²	1,10	0,87
$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2}$		

Augmentation de l'intensité respiratoire : $\frac{1,8 - 0,66}{0,66}$, soit
173 p. 100.

Malva silvestris L. envahie par *Puccinia Malvacearum* Mont. — C'est encore une Rouille à mycélium localisé, formant de nombreuses colonies distinctes sur le même organe, sans action déformante. Mais toutes les feuilles de même âge sont envahies simultanément, sur tous les pieds d'une même station : aussi est-il en général impossible de former deux lots comparables, l'un de feuilles attaquées, l'autre de feuilles indemnes. Comme il est essentiel que les éléments des deux lots soient à peu près de même âge, il faut donc renoncer à comparer le tissu attaqué au tissu absolument indemne. On forme un lot de feuilles *peu attaquées* (limbes foliaires portant chacun de 4 à 5 pustules de Rouille) et un lot de feuilles *très attaquées* (limbes portant de 100 à 130 pustules).

15 septembre 1926. — Température: 20°,5.

	Feuilles peu attaquées.	Feuilles très attaquées.
CO ² dégagé	1,41	1,75
O ² absorbé.....	1,46	1,80
CO ²	0,97	0,97
$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2}$		

Augmentation de l'intensité respiratoire : $\frac{1,8 - 1,46}{1,46}$, soit
23 p. 100.

Althæa rosea L. envahie par *Puccinia Malvacearum* Mont. — La tige de la Rose trémière est souvent très inégalement attaquée par le parasite : dans certains cas favorables, on peut fendre longitudinalement un segment de tige en deux

parties égales, dont l'une est couverte de sores, tandis que l'autre en est à peu près indemne.

17 juin 1927. — Température : 16°,5.

	Demi-tige saine.	Demi-tige très envahie.
CO ² dégagé	0,49	0,71
O ² absorbé.....	0,55	0,82
CO ²	0,89	0,87
$\frac{CO^2}{O^2}$		

Augmentation de l'intensité respiratoire : $\frac{0,82 - 0,55}{0,55}$,
soit 49 p. 100.

Adoxa Moschatellina L. envahie par *Puccinia Adoxæ* Hedw. — La Rouille, limitée à son stade à téléutospores, occupe sur les feuilles et les pétioles des plages étendues, très irrégulières, assez fortement hypertrophiées. Il est facile de découper ces plages. Le lot témoin est constitué par des plages de forme analogue, découpées dans des feuilles indemnes.

27 avril 1928. — Température : 13°,2.

	Tissus indemnes.	Tissus envahis.
CO ² dégagé	0,51	1,06
O ² absorbé.....	0,62	1,20
CO ²	0,82	0,88
$\frac{CO^2}{O^2}$		

Augmentation de l'intensité respiratoire : $\frac{1,2 - 0,62}{0,62}$, soit
94 p. 100.

Euphorbia silvatica Jq. envahie par *Endophyllum Euphorbiæ-silvaticæ* (D. C.) Wint. — La plante est attaquée tout entière ; les feuilles sont complètement envahies (et déformées) par le mycélium du parasite. On choisit dans une même station une plante saine et une plante malade : on forme un lot avec des feuilles détachées de la première, un autre avec des feuilles détachées de la seconde.

24 mai 1927. — Température: 14°,5.

	Feuilles saines.	Feuilles envahies.
CO ² dégagé	0,44	0,77
O ² absorbé.....	0,50	0,82
CO ²	0,88	0,94
$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$		

Augmentation de l'intensité respiratoire : $\frac{0,82 - 0,5}{0,5}$, soit
64 p. 100.

De la comparaison de ces tableaux de chiffres, on peut dégager les conclusions suivantes :

1^o L'intensité respiratoire est toujours plus forte dans le tissu envahi que dans le tissu indemne (confirmation des mesures faites par NICOLAS) ;

2^o L'amplitude de cette augmentation apparaît très variable, non seulement quand on passe d'une association parasitaire à une autre, mais encore à l'intérieur d'une même association (peut-être selon l'état de développement du parasite). Voici d'ailleurs la liste des pourcentages d'augmentation calculés plus haut : 24, 173, 23, 49, 94, 64 ;

3^o Pour le quotient respiratoire, il n'y a pas de variation systématique sous l'influence du parasite : d'une part, la valeur du quotient reste toujours normale (comprise entre 0,7 et 1,1) ; d'autre part, le sens de variation est tout à fait irrégulier : le quotient du tissu envahi est tantôt plus fort, tantôt plus faible que celui du tissu indemne. Il ne sera plus question du quotient respiratoire dans la suite de cette étude.

Origine de l'accroissement des échanges respiratoires.

Un phénomène d'augmentation du métabolisme est clairement apparu. Les observations qui suivent tendent à en analyser la nature.

I. — Rapports avec l'âge du parasite.

L'augmentation des échanges respiratoires ne s'observe

pas également à tout stade du développement du parasite.

Deux phases sont aisées à définir, car elles s'imposent à l'observation élémentaire : une phase préparatoire, antérieure à l'épanouissement des sores ; une phase de maturité, pendant laquelle les sores ouverts laissent échapper les spores.

A la première phase correspond une forte augmentation du métabolisme ; à la seconde, un affaiblissement marqué de cette action parasitaire. Voici des chiffres.

Euphorbia verrucosa Lam. envahie par *Uromyces excavatus* (D. C.) Lév. — La Rouille occupe la plante entière, formant des pycnides et des sores à téléutospores sur la totalité des limbes foliaires, qui sont déformés. On constitue trois lots : deux sont composés de feuilles attaquées, prises avant épanouissement des sores pour le premier lot, après épanouissement pour le second ; le troisième lot comprend des feuilles indemnes, prélevées sur une plante saine de la même station. Voici les valeurs de l'intensité respiratoire (absorption d'oxygène), mesurées à la température de 14° (le 10 juin 1927) :

Feuilles attaquées, avant épanouissement.....	1,66
— — — , après épanouissement	0,82
— indemnes (témoin).....	0,61

L'accroissement des échanges respiratoires vaut donc :

Au premier stade de l'attaque.....	$\frac{1,66 - 0,61}{0,61}$, soit 172 p. 100.
Au second stade de l'attaque.....	$\frac{0,82 - 0,61}{0,61}$, soit 34 p. 100.

Euphorbia Cyparissias L. envahie par *Uromyces scutellatus* (Schr.) Lév. — Les particularités biologiques sont les mêmes que dans le cas précédent : Rouille à extension généralisée, pycnides et sores à téléutospores sur les feuilles déformées. Les trois lots sont constitués comme il vient d'être indiqué.

10 juin 1927. — Température : 14°.

	Intensité respiratoire,	Accroissement des échanges.
Feuilles attaquées (1 ^{er} stade).....	1,94	104 p. 100.
— — — (2 ^e stade).....	1,03	8,4 —
Témoin	0,95	—

Vinca major L. envahie par *Puccinia Vincæ* (D. C.) Berk. — La biologie est encore la même, et les trois lots ont la même composition que dans les deux cas précédents.

8 mai 1928. — Température: 13°,4.

	Intensité respiratoire.	Accroissement des échanges.
Feuilles attaquées (avant maturité des sores).	1,30	76 p. 100.
— (après maturité des sores).	0,80	8 —
Témoin	0,74	

Symphytum officinale L. envahi par *Melampsorella Symphyti* (D. C.) Bub. — La Rouille occupe des parties très étendues de la plante ; les urédospores tapissent les feuilles, qui ne sont pas déformées. Quand les feuilles ne sont pas entièrement envahies, les zones d'attaque sont très bien délimitées, faciles à découper. On constitue quatre lots de feuilles (ou fragments de feuilles) : 1° feuilles envahies, au stade où les sores sont ébauchés ; 2° les mêmes, au stade où les sores sont formés mais non épanouis ; 3° les mêmes, tous les sores laissant échapper leurs spores ; 4° feuilles indemnes (lot témoin).

23 mai 1928. — Température: 12°,9.

	Intensité respiratoire.	Accroissement des échanges.
Feuilles envahies (1 ^{er} stade).....	2,22	136 p. 100.
— (2 ^e stade)	1,95	108 —
— (3 ^e stade)	1,60	70 —
Témoin indemne.....	0,94	

En résumé, toutes les mesures faites confirment la règle annoncée : les échanges respiratoires sont le plus intenses avant la maturation des spores.

II. — Rapports avec l'extension du parasite.

L'accroissement du métabolisme est localisé dans le tissu effectivement envahi par le parasite ; il ne se transmet pas au tissu voisin indemne.

Ce fait se démontre par la mesure des échanges respira-

toires de trois lots : 1^o plages rouillées découpées ; 2^o plages indemnes découpées au voisinage des plages rouillées ; 3^o plages indemnes découpées loin de toute attaque de Rouille (lot témoin).

Pirus communis L. envahi par *Gymnosporangium Sabinæ* (Dicks.) Wint. — La feuille du Poirier porte les plages jaunes de la Rouille grillagée (*Ræstelia cancellata* Rebert.), forme écidienne de *Gymnosporangium Sabinæ* ; les plages sont très nettement délimitées du reste de la feuille, qui garde une couleur parfaitement verte ; l'examen microscopique montre que la limite de coloration si apparente correspond à la limite d'extension du mycélium. Donc le découpage est facile, et il a une signification précise.

Dans une première expérience, les lots sont constitués de la manière suivante : 1^o fragments rouillés ; 2^o fragments indemnes prélevés sur les feuilles ayant fourni le lot précédent ; 3^o fragments indemnes de feuilles indemnes (découpés à la même taille que dans les lots précédents) ; 4^o fragments indemnes de feuilles indemnes (découpés beaucoup plus grands). — Le stade de développement de la Rouille est défini par les repères suivants : les pycnides sont mûres, en voie de miellée ; ni les écidies, ni l'hypertrophie ne sont encore apparentes. Les mesures d'intensité respiratoire ont fourni, le 6 juillet 1927, à la température de 15^o,8, les valeurs :

Fragments rouillés.	Fragments indemnes de feuilles rouillées.	Feuilles indemnes.	
		(Petits fragments.)	(Grands fragments.)
1,11	0,49	0,52	0,60

Ces chiffres indiquent déjà plusieurs faits : 1^o le tissu indemne a la même intensité respiratoire, qu'il fasse partie d'une feuille attaquée (0,49) ou d'une feuille saine (0,52) ; l'accroissement des échanges dans le tissu envahi (plus de 100 p. 100) ne se fait donc pas sentir à distance ; 2^o la comparaison des deux chiffres relatifs aux feuilles indemnes montre que la fragmentation n'a pas entraîné de surexcitation respiratoire : la méthode du découpage est donc légitime ; d'ailleurs,

bien des observations indiquent la faiblesse de l'excitation des échanges par voie traumatique, dans le cas de la feuille (sans doute à cause du peu d'étendue des surfaces de section).

Dans d'autres expériences, la composition des lots était un peu différente. Dans chaque feuille, on découpait trois fragments : un fragment entièrement couvert de Rouille, un fragment sain adjacent au précédent, un fragment sain aussi éloigné que possible de la plage rouillée. Ainsi trois lots étaient formés, qui permettaient d'analyser l'action du parasite dans des zones de plus en plus éloignées, sur une même feuille.

21 juillet 1927. — Température : 15° 3.

	Zone rouillée.	Zone saine contiguë à la zone rouillée.	Zone saine éloignée de la zone rouillée.
Première série (1).....	1,04	0,58	0,48
Deuxième série (2).....	1,08	0,58	0,50

On voit que le tissu sain, même au contact du tissu rouillé, a une respiration d'un ordre de grandeur normal. La respiration intense, déterminée par la présence du parasite, apparaît donc très brusquement, comme le mycélium.

Clematis vitalba L. attaquée par *Puccinia Agropyri* Ell. et Ev. — La forme écidienne détermine de volumineuses hypertrophies locales, très bien délimitées.

19 mai 1928. — Température : 13°.

	Fragments attaqués.	Fragments sains contigus à des fragments attaqués.	Fragments de feuilles saines.
Intensité respiratoire.	1,13	0,84	0,76

Rhamnus Frangula L. attaquée par *Puccinia coronata* Corda. — Forme écidienne, hypertrophie bien localisée. Phase de développement : en pleine sporulation.

(1) Stade défini par : pycnides en miellée, écidies invisibles, hypertrophie à peine esquissée.

(2) Stade défini par : pycnides en miellée, écidies invisibles, hypertrophie déjà nette.

7 juin 1928. — Température: 14°,3.

	Fragments attaqués.	Fragments sains contigus à des fragments attaqués.	Fragments de feuilles saines.
Intensité respiratoire.	2,30	0,94	0,95

Symphytum officinale L. attaqué par *Melampsorella Symphyti* (D. C.) Bub. — Les caractères biologiques ont été donnés page 11. On constate que l'augmentation des échanges respiratoires est localisée dans le limbe (très envahi), sans se transmettre au pétiole (à peine attaqué). Voici les valeurs mesurées pour l'intensité respiratoire :

23 mai 1928. — Température: 12°,9.

	Feuilles saines.	Feuilles envahies	
		2 ^e stade (1).	3 ^e stade (1).
Limbe.....	0,94	1,95	1,60
Pétiole.....	0,70	0,73	0,56

De toutes ces observations (2), nous concluons que l'accroissement du métabolisme est un phénomène local, lié à la présence du parasite.

III. — Rapports avec le pouvoir morphogène du Champignon.

En comparant entre elles toutes les observations relatées dans les paragraphes précédents, on peut se persuader qu'il n'y a pas de rapport entre l'accroissement du métabolisme et l'existence d'un pouvoir hypertrophiant chez le parasite.

Rappelons, en effet, les valeurs trouvées pour le pourcentage d'augmentation des échanges gazeux dans un certain nombre de cas :

(1) Cf. page 11 (définition des stades).

(2) Voici pourtant un cas où j'ai observé, pour le tissu indemne voisin du tissu attaqué, une respiration supérieure à la normale : chez la *Moschatelline* (étudiée plus haut, page 8), j'ai mesuré une respiration de 0,62 dans le tissu indemne, 0,88 dans le tissu indemne contigu au tissu rouillé, 1,2 dans le tissu rouillé lui-même.

1^o Rouilles non déformantes.

<i>Melampsora Helioscopiæ</i> — <i>Euphorbia Peplus</i> ...	24 et 173 p. 100.
<i>Puccinia Malvacearum</i> — <i>Malva silvestris</i>	23 —
<i>Puccinia Malvacearum</i> — <i>Althæa rosea</i>	49 —
<i>Melampsorella Symphyti</i> — <i>Symphytum officinale</i> ..	70 à 135 —

2^o Rouilles déformantes.

Hypertrophie généralisée des limbes :

<i>Endophyllum Euphorbiæ-silvaticæ</i> — <i>Euphorbia silvatica</i> .	64 p. 100.
<i>Uromyces excavatus</i> — <i>Euphorbia verrucosa</i>	172 —
<i>Uromyces scutellatus</i> — <i>Euphorbia Cyparissias</i> ...	104 —
<i>Puccinia Vincæ</i> — <i>Vinca major</i>	76 —

Gonflements locaux des feuilles et des tiges :

<i>Puccinia Adoxæ</i> — <i>Adoxa Moschatellina</i>	94 p. 100.
<i>Puccinia Agropyri</i> — <i>Clematis vitalba</i>	49 —
<i>Puccinia coronata</i> — <i>Rhamnus Frangula</i>	142 —
<i>Ræstelia cancellata</i> — <i>Pirus communis</i> (val. moy.).	100 —

On voit que la mesure des échanges respiratoires ne révèle pas de différence nette entre les Rouilles déformantes et les Rouilles non déformantes.

Le cas du Poirier illustre heureusement cette conclusion : on peut mesurer la respiration avant et après le commencement du phénomène d'hypertrophie. Voici les résultats obtenus (d'après les expériences relatées plus haut) :

Avant l'hypertrophie	Accroissement de 126 p. 100, 79 p. 100, 134 p. 100.
Pendant l'hypertrophie .	— 81 p. 100.

Concluons que l'hypertrophie n'influe pas sur la respiration, ou du moins que son influence est entièrement masquée par celle du parasite.

IV. — *Interprétation.*

a. Le métabolisme est maximum avant la maturité du Champignon ; or la phase précédant la maturité correspond aussi au plus grand développement du mycélium : celui-ci forme un plexus très serré ; ensuite, au fur et à mesure de l'élaboration des spores, il se vide à leur profit ; quand les spores sont mûres et se dispersent, les filaments sont dépourvus de protoplasme : le mycélium est mort. Donc le maximum du

métabolisme coïncide avec le maximum du développement parasitaire. On peut interpréter ce résultat en disant que *l'action du parasite est quantitative*.

b. L'accroissement du métabolisme est localisé dans la zone envahie. Il n'y a pas d'excitation à distance des échanges respiratoires de l'hôte (1). On dira donc que *l'action du parasite est locale*.

c. L'accroissement du métabolisme est un fait général, indépendant de l'hypertrophie de l'hôte, qui est un cas particulier. Donc : 1^o il n'est pas spécifique ; 2^o on ne peut pas l'expliquer par une excitation de la croissance des tissus de l'hôte.

On peut maintenant pousser plus loin l'interprétation : l'accroissement du métabolisme traduit-il une excitation des échanges respiratoires de l'hôte ? ou simplement la respiration propre du Champignon, s'ajoutant à celle de l'hôte ?

D'après les trois résultats précédents, la seconde hypothèse est plus vraisemblable que la première, sans d'ailleurs l'exclure.

Nous admettons donc que l'action physiologique d'une Urédinée consiste surtout dans le fait de sa propre nutrition (2) : une Urédinée est un parasite qui se nourrit, et non pas un parasite qui empoisonne.

(1) Ce résultat n'est peut-être qu'approché : une restriction a été faite plus haut (p. 14, en note) ; voir aussi les observations de KOURSSANOW sur *Ustilago Tritici* (Pers.) Jens. (*Revue générale de Botanique*, t. XL, 1928).

(2) Si l'on veut attribuer au mycélium toute l'augmentation des échanges, il faut admettre que son intensité respiratoire propre est beaucoup plus élevée que celle de l'hôte : d'après certaines évaluations, c'est une valeur dix fois plus forte qu'il faudrait supposer, en moyenne.

MESURES RELATIVES A L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE
DES TISSUS ENVAHIS PAR DES URÉDINÉES.

Les mesures faites sont peu nombreuses ; pourtant il faut les grouper en deux séries :

1^o Cas où l'assimilation chlorophyllienne existe : il s'agit d'en mesurer l'intensité ;

2^o Cas où la chlorophylle est supprimée par le parasite : il n'y a qu'à vérifier l'absence totale des échanges gazeux d'assimilation.

Première série.

Euphorbia Peplus L. envahie par *Melampsora Helioscopiæ* (Pers.) Wint. — Les détails descriptifs ont été donnés page 6 ; les détails expérimentaux page 5. Voici les valeurs mesurées pour les échanges gazeux des feuilles à la lumière (1) (évaluation faite en centimètres cubes de gaz par gramme sec de végétal et par heure) :

3 septembre 1926. — Température : 23^o.

	Feuilles saines.	Feuilles attaquées.
CO ₂ absorbé.....	23,53	10,05
O ₂ dégagé	22,09	10,57

6 octobre 1926. — Température : 16^o.

CO ₂ absorbé.....	8,10	4,60
O ₂ dégagé	7,88	3,95

Ces deux expériences montrent que la fixation de gaz carbonique baisse beaucoup sous l'influence du parasite :

$$\frac{23,53 - 10,05}{23,53}, \text{ soit } 57 \text{ p. } 100 \text{ dans le premier cas ;}$$

$$\frac{8,1 - 4,6}{8,1}, \text{ soit } 43 \text{ p. } 100 \text{ dans le second cas.}$$

(1) Dans les expériences de la première série, la lumière était fournie par deux rampes de quatre lampes de 200 bougies, placées de part et d'autre des végétaux, à 25 centimètres environ.

Ainsi le gain en carbone par gramme sec de feuille tombe de moitié environ. Ce résultat s'explique à la fois par une augmentation des combustions respiratoires et par un affaiblissement de l'activité chlorophyllienne elle-même. En effet, des chiffres qui viennent d'être obtenus, on peut rapprocher ceux qu'a fournis l'étude de la respiration des mêmes plantes (p. 6) : d'une part, on constate l'accroissement de la respiration en présence du parasite ; d'autre part, sachant que le carbone assimilé est égal à la somme du carbone brûlé et du carbone retenu, on calcule par addition la valeur vraie de l'activité chlorophyllienne :

3 septembre 1926.

	Feuilles saines.	Feuilles attaquées.
CO ² dégagé par la respiration.....	1,69	2,17
CO ² définitivement fixé	23,53	10,05
Total : CO ² assimilé	25,22	12,22

Baisse de l'activité chlorophyllienne : $\frac{25,22 - 12,22}{25,22}$, soit
51,5 p. 100.

6 octobre 1926.

	Feuilles saines.	Feuilles attaquées.
CO ² dégagé par la respiration.....	0,72	1,56
CO ² définitivement fixé	8,10	4,60
Total : CO ² assimilé	8,82	6,16

Baisse de l'activité chlorophyllienne : $\frac{8,82 - 6,16}{8,82}$, soit
30 p. 100.

Euphorbia verrucosa Lam. envahie par *Uromyces excavatus* (D. C.) Lév. (détails descriptifs page 10). — Absorption de CO² à la lumière :

	Feuilles saines.	Feuilles attaquées.
1 ^{er} juillet 1926 (température : 19°)	10,75	1,55

Donc, en présence du parasite, la fixation de carbone
baisse de : $\frac{10,75 - 1,55}{10,75}$, soit 86 p. 100.

Cette chute provient à la fois d'un excès de combustions respiratoires et d'une diminution de l'activité chlorophyllienne.

De ces mesures, beaucoup trop rares encore, on ne peut retenir qu'une conclusion d'ensemble : l'Urédinée diminue beaucoup l'enrichissement de la plante en carbone ; c'est un *parasite onéreux*.

Deuxième série.

Les expériences précédentes sont sujettes à une critique : l'éclairage artificiel apporte un élément d'incertitude, car on ne sait pas si l'assimilation chlorophyllienne a le même optimum de luminosité chez l'organe indemne et chez l'organe envahi ; on ignore donc si la comparaison faite à telle lumière est valable à telle autre ; on ignore notamment si elle est vraie dans les conditions naturelles de l'éclairement des plantes.

Cette cause d'erreur doit disparaître, dans le cas où la chlorophylle est entièrement supprimée par le parasite : pour vérifier l'absence totale d'échanges gazeux d'assimilation, il ne doit pas être indispensable de doser exactement la lumière.

Clematis vitalba L. envahie par *Puccinia Agropyri* Ell. et Ev. (détails p. 13). — Deux lots de fragments rouillés sont étudiés comparativement : l'un dans l'obscurité, l'autre à une vive lumière ; un lot témoin, composé de fragments indemnes découpés de la même taille, est étudié à l'obscurité :

	Fragments rouillés à la lumière.	Fragments rouillés dans l'obscurité.	Fragments indemnes dans l'obscurité.
CO ² dégagé.....	1,01	1,15	0,72
O ² absorbé.....	1,19	1,13	0,76

Rhamnus Frangula L. envahie par *Puccinia coronata* Corda (détails p. 13). — Trois lots sont composés et étudiés comme dans le cas précédent :

	Fragments rouillés à la lumière.	Fragments rouillés dans l'obscurité.	Fragments indemnes dans l'obscurité.
CO ² dégagé.....	1,75	1,66	0,87
O ² absorbé.....	2,40	2,30	0,95

Ainsi, chez la Clématite comme chez la Bourdaine, les échanges gazeux du tissu attaqué sont les mêmes à la lumière et dans l'obscurité : ils sont donc purement respiratoires ; il n'y a aucune activité chlorophyllienne : confirmation physiologique du fait anatomique de l'absence de chlorophylle.

La même constatation pourrait sans doute être faite sur un grand nombre d'attaques par formes écidienne, hypertrophies locales volumineuses caractérisées par une couleur jaune intense et l'absence totale de chlorophylle (Voir une liste d'espèces p. 37). Certaines attaques à uredospores primaires sont très analogues (Voir p. 38) : *Triphragmium Ulmariae* (Schum.) Wint. produit sur limbe ou pétiole de *Spiræa Ulmaria* L. de longues hypertrophies dépourvues de chlorophylle ; j'ai vérifié qu'à une vive lumière leurs échanges gazeux sont de nature respiratoire (fort dégagement de CO, forte absorption d'oxygène).

Il y a donc un certain nombre de cas où l'Urédinée supprime la chlorophylle, supprime toute fixation chlorophyllienne de carbone et transforme ainsi un tissu autotrophe, fournisseur d'hydrocarbures, en un tissu hétérotrophe, destructeur d'hydrocarbures pris aux tissus voisins indemnes.

Ajoutons que ces hypertrophies sans chlorophylle sont en général volumineuses, souvent chargées de réserves (dans l'hypertrophie sur Clématite, beaucoup de cellules sont bourrées d'amidon). Il s'agit donc de tissus en voie de croissance active, et où s'accumulent des composés carbonés ; si l'on pense qu'ils sont en même temps grands brûleurs de carbone, et par ailleurs rigoureusement hétérotrophes, force est bien d'admettre qu'un grand afflux de sève nourricière se porte des tissus sains vers la zone envahie.

CONCLUSION DE LA PARTIE PHYSIOLOGIQUE.

Négligeons maintenant l'interprétation donnée plus haut du phénomène d'activation des échanges respiratoires. Retenons seulement le fait essentiel : la respiration du complexe parasitaire (association d'un tissu de Phanérogame avec le mycélium d'une Urédinée) est bien plus intense que celle du tissu indemne ; la valeur est souvent double.

D'autre part, le tort fait à l'assimilation chlorophyllienne peut être considérable et aller jusqu'à la suppression totale.

Donc une Urédinée apporte une grande perturbation dans la valeur quantitative des phénomènes de nutrition de l'hôte.

PARTIE MORPHOLOGIQUE

L'objet de cette seconde partie est l'étude de la déformation de l'hôte par le parasite.

C'est une question plus spéciale que la précédente : toutes les Rouilles paraissent avoir une action sur les échanges gazeux ; mais il n'y a qu'un nombre relativement faible d'espèces déformantes ; et même très peu d'espèces sont déformantes pendant toute la durée de leur cycle évolutif.

La bibliographie des déformations est déjà vaste ; elle est riche surtout de descriptions spéciales : l'index qui termine ce mémoire en donne une liste ; certains travaux sont approfondis, tels celui de DE BARY (1) sur le Balai de sorcière du Sapin, celui de WOERNLE (1) sur les *Gymnosporangium*, ou celui de TISCHLER (1) sur *Uromyces Pisi* ; beaucoup d'observations ont été publiées pour la première fois dans les revues d'ensemble du groupe des Urédinées, tels les livres de FISCHER (5) et de KLEBAHN (2) ; les traités classiques de phytopathologie, notamment ceux de HARTIG (1) et de TUBEUF (1), renferment souvent des observations originales. Certains travaux comparent entre elles plusieurs déformations à Urédinées, ou plus généralement diverses altérations à Champignons parasites : FISCHER (6) en a donné un catalogue assez complet ; WAKKER (1) a défini plusieurs groupes de parasites, notamment les « cténophytes », qui tuent leur hôte, et les « hypertrophytes » qui, au contraire, l'hypertrophient ; VON GUTTENBERG (1) a essayé de montrer que la déformation de l'hôte est une adaptation utile au parasite ; M^{lle} STÄMPFLI (1), dans un travail plein d'observations intéressantes, consacré entièrement au groupe des Urédinées, a défendu l'idée selon laquelle un organe déformé est un organe maintenu à un stade de jeunesse ; KÜSTER, dans ses livres sur l'Anatomie pathologique (2) et sur les Galles (1)

a étudié beaucoup de cas de déformation parasitaire et leur a appliqué sa distinction des « Galles histioïdes » et « Galles organoïdes ».

Ces diverses idées seront discutées chacune en son temps ; une seule sera dès maintenant retenue, pour être exploitée à fond dans tout le cours de ce mémoire : c'est l'idée, confusément aperçue par WAKKER, de la grande généralité des actions d'hypertrophie.

Pour étudier les déformations, il sera commode de suivre la classification biologique des Urédinées, selon le degré d'extension du mycélium : attaques localisées, attaques étendues. Les Balais de sorcière seront étudiés ensuite, chacun séparément.

DESCRIPTIONS

Les hypertrophies localisées.

Ce sont les déformations provoquées par les *mycelia* localisés : elles ne s'étendent qu'à une partie d'un organe, par exemple à une petite surface de limbe foliaire, à une certaine longueur de pétiole, à une partie de la face latérale d'une tige. Elles sont très irrégulièrement distribuées ; et, comme elles sont souvent volumineuses, elles constituent de vraies difformités, qui rompent la symétrie de l'organe attaqué.

Puccinia Buxi D. C. (1).

La Rouille du Buis a une particularité, que FISCHER (2, 5) a fait connaître : la croissance est extrêmement lente. L'attaque a lieu au printemps, sur les jeunes feuilles de l'année. Le mycélium, qui ne s'étend guère à plus d'un millimètre du point de pénétration, se développe très lentement pendant tout l'été ; il se condense peu à peu et forme un sore, dont

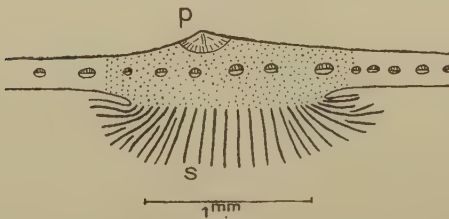


Fig. 1. — Coupe de feuille de Buis attaquée par *Puccinia Buxi*. — p, pycnide ; s, sore à téléutospores ; extension mycélienne en pointillé.

la croissance se poursuit en hiver ; la maturité est acquise au printemps. Ainsi le cycle, ne comprenant pourtant qu'une génération de spores (probasides), occupe une année entière. L'hypertrophie de l'hôte se produit aussi très lentement, au fur et à mesure de la croissance

du parasite. La figure 1 donne un schéma de l'état final :

(1) Sur *Buxus sempervirens* L.

elle indique le volume du sore, l'extension mycélienne, l'importance de la déformation.

Cette espèce à croissance lente montre plus nettement que d'autres certains faits : aussi mérite-t-elle de servir de premier exemple. Voici donc quelques observations.

Nature de la déformation. — On ne constate pas autre chose qu'un développement excessif du tissu envahi : la déformation se ramène à une hypertrophie.

La figure 2 fait connaître la structure du limbe normal et celle du limbe épaissi. Les deux limbes comprennent : l'épiderme supérieur, la palissade (3 à 4 assises), le parenchyme lacuneux (8 à 9 assises en moyenne), l'épiderme inférieur. Il n'y a donc pas plus de cellules dans le limbe envahi que dans le limbe indemne : il n'y a pas d'« hyperplasie » (1). En revanche, les cellules y sont plus volumineuses que normalement :

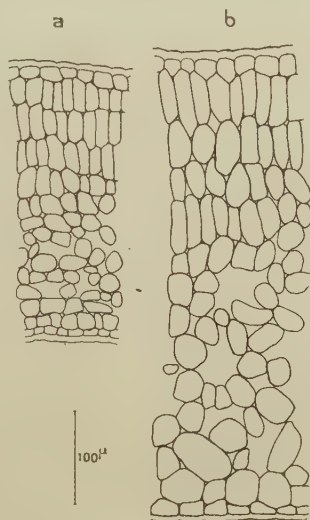


Fig. 2. — Même sujet : détail cellulaire. — a, limbe normal; b, limbe hypertrophié par l'Urédinée.

	Tissu normal.	Tissu hypertrophié.
Cellules de l'épiderme supérieur.....	18 × 12	20 × 20 (2)
— de la palissade	35 × 12	50 × 18
— du parenchyme lacuneux.....	20 × 20	30 × 30
— de l'épiderme inférieur	12 × 8	25 × 12

Ainsi l'épaississement du tissu tient uniquement à la grande taille des cellules, sans cloisonnements.

Rapports entre la déformation et le mycélium. — L'extension de la déformation coïncide avec celle du mycélium : la figure 3 représente la limite d'une zone déformée ; l'hypertrophie s'esquisse à partir du niveau où l'on remarque des amas mycéliens.

(1) KÜSTER (2), page 254.

(2) Dimensions moyennes, évaluées en millièmes de millimètre.

On peut formuler une loi, dont la généralité apparaîtra dans la suite : *l'hypertrophie est localisée au voisinage du mycélium*.

Il faut ajouter une notion *quantitative* : l'hypertrophie se développe au voisinage d'un mycélium *abondant*. Les méats du parenchyme hypertrophié sont remplis d'un feutrage

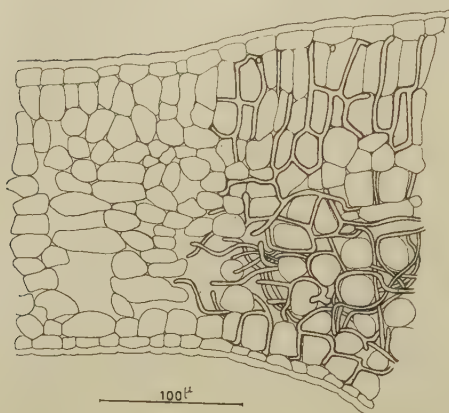


Fig. 3. — Même sujet : coïncidence entre la limite de l'hypertrophie et la limite de l'extension mycélienne.

mycélien. On peut essayer de s'en faire une idée plus précise : il suffit de dessiner les contours des cellules et des hyphes, dans une coupe optique à très fort grossissement ; on découpe et on pèse : on trouve que le parasite couvre une surface égale au quart de celle que couvrent les cellules de l'hôte.

Divers types biologiques de l'attaque. — Les feuilles

du Buis portent en général des plages d'attaque indépendantes, éparses au nombre de 5 à 30 en moyenne sur le limbe : chacune atteint 1 millimètre de diamètre et porte un sore. Il y a souvent aussi des attaques grégaires : la pénétration se fait simultanément en un grand nombre (1) de points très voisins, sur une partie du limbe ; les attaques sont très rapprochées, mais indépendantes, sans continuité de mycélium, au moins au début. Dans tous ces cas, attaques isolées ou attaques grégaires, trois phénomènes se présentent au même endroit : développement mycélien, sporulation, hypertrophie. En particulier, l'hypertrophie est maxima au pourtour immédiat du sore ; on la voit décroître régulièrement au fur et à mesure qu'on s'éloigne du foyer de sporulation. La sporulation et l'hypertrophie sont centrées sur le même point.

Mais on observe parfois des types d'attaque assez différents

(1) Une attaque grégaire importante peut comprendre plus d'une centaine de pustules.

des précédents : des attaques *continues* d'une certaine étendue. Une partie importante du limbe foliaire (par exemple le quart de la surface) est épaissie et forme une plage continue, de la couleur jaune des jeunes attaques ; vers le bord de la plage crèvent irrégulièrement les pustules à téléutospores. La coupe (fig. 4) fait connaître la structure : le limbe s'épaissit rapidement à partir du point où il y a du mycélium ; à peu de distance (300 μ de sa limite extrême), l'épaississement atteint son maximum, et la coupe traverse un sore ; puis commence une zone étendue, uniformément envahie et hypertrophiée (jaune à l'œil nu) ; ensuite on rencontre un nouveau sore ; enfin l'hypertrophie diminue, le mycélium disparaît : on retrouve le limbe indemne et normal. Dans ce cas des attaques continues, l'hypertrophie est sans rapport avec la sporulation : elle déborde largement les endroits portant les spores. En revanche, ce qui demeure invariablement, c'est la coïncidence entre l'hypertrophie et l'invasion mycélienne.

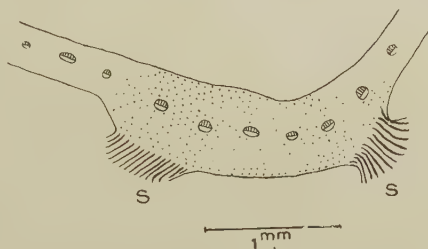


Fig. 4. — Même sujet : attaque plus étendue.
(Lettres comme plus haut.)

Puccinia coronata Corda.

C'est la Rouille couronnée, une forme voisine de celle qui attaque l'Avoine. Sa génération écidienne vit sur la Bourdaine (*Rhamnus Frangula* L.) et y détermine des hypertrophies, souvent considérables, qui ont été décrites par FENTZLING (1). J'en reprends l'étude, du point de vue d'où vient d'être envisagée la Rouille du Buis.

La Rouille de la Bourdaine s'oppose à la Rouille du Buis à bien des égards : d'abord, il s'agit d'une forme écidienne au lieu d'une forme à téléutospores ; mais cette distinction ne paraît pas, en général, jouer de rôle important pour l'action déformante. — Ensuite, c'est une espèce à modes d'attaque

variés : tandis que la Rouille du Buis revêt un aspect à peu près constant (généralement sur limbe, parfois sur tige), la Rouille de la Bourdaine est très polymorphe. Elle se porte sur les feuilles, les tiges, les ovaires ; comme FENTZLING le notait déjà, le degré de la déformation est très variable selon l'organe envahi : sur limbe, loin de toute nervure importante, l'hypertrophie est très faible ; sur une forte nervure, elle peut être énorme et provoquer le repli de la feuille sur elle-même ; sur pétiole, sur tige, elle constitue également une difformité considérable ; je l'ai trouvée aussi recouvrant tout l'ovaire et accroissant beaucoup sa taille.

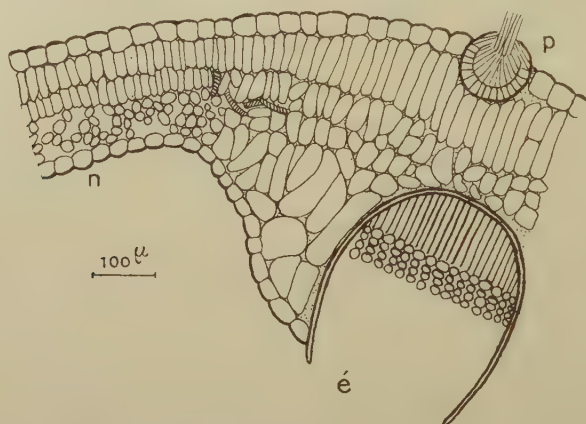


Fig. 5. — Coupe de feuille de Bourdaine déformée par *Puccinia coronata* (attaque de limbe, loin des grandes nervures) : passage de la zone normale (*n*) à la zone hypertrophiée (*é*, écidie ; *p*, pycnide).

Enfin la Rouille de la Bourdaine a une vitesse de croissance normale : c'est dire qu'elle est hâtive. Elle se comporte comme la plupart des formes écidienne : l'infestation par les sporidies a lieu au printemps, sur les jeunes feuilles ou les jeunes tiges, et les écidies sont déjà mûres en mai ou juin : alors que la Rouille du Buis exige un an, celle de la Bourdaine se contente de quelques semaines. Par suite, chez la Rouille de la Bourdaine, comme d'ailleurs chez la plupart des Urédinées, la vie végétative du mycélium est très brève : les sores, précoces, constituent presque tout le temps la partie essentielle du corps du parasite. En cela encore, la Rouille de la Bourdaine s'oppose à la Rouille du Buis, chez laquelle la

croissance mycélienne dure longtemps, avant qu'apparaisse aucune ébauche de fructification.

Nature de la déformation. — La déformation se ramène toujours à une hypertrophie : mais il y a des degrés d'hypertrophie.

La figure 5 représente la coupe d'une attaque de limbe, éloignée de toute nervure importante : on y voit le passage du limbe normal au limbe hypertrophié ; on peut suivre, de gauche à droite, la transformation graduelle des divers tissus, au fur et à mesure qu'on s'approche des fructifications du Champignon (une pycnide et une écidie mûres) : l'épiderme supérieur ne change pas sensiblement de caractère ; les cellules de la première assise palissadique augmentent beaucoup de dimensions, en conser-

vant leur forme ; celles de la deuxième assise palissadique augmentent surtout de largeur et tendent vers la forme de cellules parenchymateuses banales ; les cellules du parenchyme lacuneux s'agrandissent dans des proportions énormes (jusqu'à dix fois, linéairement),

mais d'une façon très irrégulière, oblitérant la plus grande partie des lacunes ; enfin l'épiderme inférieur n'est pas sensiblement altéré. Il n'y a pas lieu d'invoquer de cloisonnements surnuméraires : toute l'hypertrophie du tissu s'explique par du gigantisme cellulaire.

Ainsi les petites attaques sur limbe, quand elles n'ont pas de contact avec les nervures importantes, ne déterminent en général aucune hyperplasie.

La figure 6 représente au contraire une attaque sur limbe intéressant plusieurs fortes nervures : l'épaississement est dans le rapport de 1 à 6 (ou même davantage) ; la feuille en est toute boursouflée et difforme. La figure 7 fait connaître la nature anatomique du phénomène : en comparant les



Fig. 6. — Même sujet, mais attaque de nervure. — *m*, méristème de nervure.

figures 7 *a* et 7 *b*, on constate que : 1° les épidermes ne sont pas sensiblement transformés ; 2° les deux assises palissadiques se retrouvent dans la cécidie, fortement hypertrophiées ; 3° la masse du tissu cécidien procède d'une hyperplasie formidable du parenchyme lacuneux ; en même temps, les cellules sont beaucoup plus grandes que celles du tissu lacuneux normal (45 μ contre 18 μ), et les lacunes sont obli-

térées. Ainsi les hypertrophies de nervures sont déterminées par des cloisonnements surnuméraires très abondants ; mais le gigantisme cellulaire y joue un grand rôle également : d'abord par la taille

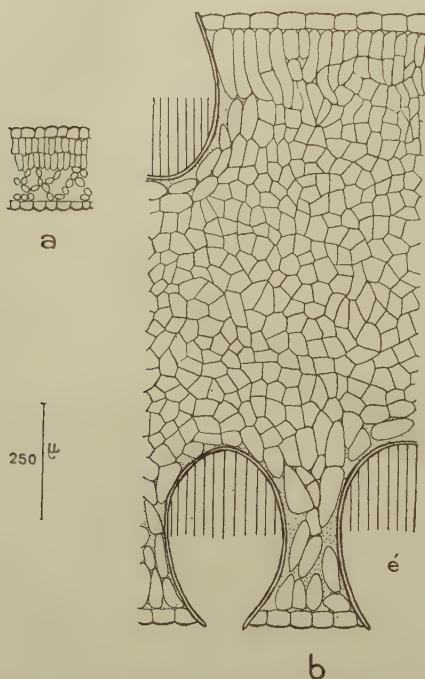


Fig. 7. — Même sujet : coupes de détail (schématiques). — *a*, limbe normal ; *b*, limbe hypertrophié.



Fig. 8. — Même sujet : passage du tissu normal (*n*) au tissu hypertrophié (*h*).

moyenne plus grande de toutes les cellules, ensuite par le gigantisme exceptionnel des cellules les plus voisines des sores ; ce dernier fait s'observe sur la figure 7 *b*. Au contraire, à l'autre extrémité de l'hypertrophie, c'est-à-dire au contact du tissu sain, il n'y a pas de développement spécial du gigantisme cellulaire : d'après la figure 8, représentant le passage du limbe normal au limbe hypertrophié, on voit que le tissu déformé est caractérisé presque immédiatement par l'augmentation du nombre des assises cellulaires.

En somme, si l'on compare les deux exemples précédents, hypertrophie de limbe et hypertrophie de nervure, on remarque un trait commun, l'épaississement intense, avec grand gigantisme cellulaire, au contact du sore ; dans le cas de l'action déformante la plus intense, il s'ajoute une répercussion à plus grande distance, très fortement hyperplasique.

Les hypertrophies intéressant des nervures montrent aussi un développement excessif de l'appareil conducteur : la méristèle d'une nervure attaquée peut devenir énorme,

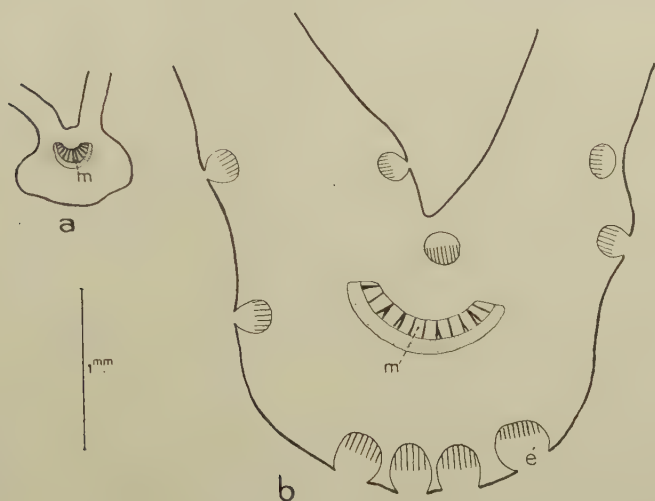


Fig. 9. — Même sujet : étude spéciale d'une nervure. — *a*, partie saine ; *b*, partie altérée.

dépassant à elle seule trois fois l'épaisseur totale du limbe normal (fig. 6) ; la figure 9 montre l'aspect d'une même nervure dans la zone normale et dans la zone hypertrophiée : la méristèle est 3 fois plus large et 1,5 à 2 fois plus épaisse dans le second cas que dans le premier. FENTZLING notait que, sous l'influence du parasite, les éléments indifférenciés du liber et du bois sont considérablement accrus : il signalait en particulier le développement excessif des rayons médullaires. C'est généralement exact (fig. 9), sans être constant ; mais ce changement de proportions ne doit pas masquer l'augmentation absolue de tout l'appareil conducteur, du nombre des vaisseaux en particulier.

Les hypertrophies sur pétioles ou sur tiges conduisent

aux mêmes conclusions que celles sur nervures de feuilles : épaissement considérable, par hyperplasie et par gigantisme cellulaire ; grand développement des méristèles.

Rapports entre la déformation et le mycélium. — Le cas est un peu différent de celui du Buis, à cause du développement hâtif des sores.

On sait qu'un sore est essentiellement un amas de mycélium très serré : dans le jeune âge, on voit les hyphes se rassembler en une masse globuleuse de véritable feutre mycélien, prenant place dans un méat, repoussant les cellules, dissolvant un

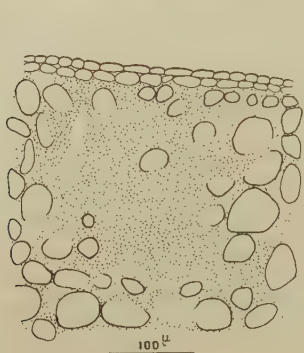


Fig. 10. — Même sujet : schéma d'un plexus sporogène. Le mycélium (en pointillé) masque partiellement ou totalement de nombreuses cellules.

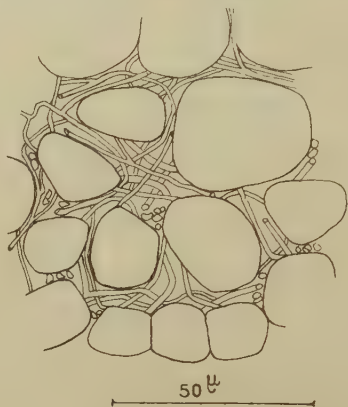


Fig. 11. — Même sujet : détail du développement mycélien (en dehors des plexus sporogènes).

certain nombre d'entre elles, atteignant une grande taille (fig. 10) ; au sein de ce *plexus sporogène* se différencient ensuite les spores (et les cellules périadiennes des écidies).

Une Rouille hâtive, comme celle de la Bourdaine, est caractérisée par l'apparition précoce des plexus sporogènes : il y a très vite un grand contraste entre les masses serrées du mycélium fructifiant et le mince réseau du mycélium végétatif qui les unit. Au point de vue quantitatif, le Champignon se ramène à une colonie d'écidies.

Dans ce cas, la loi de localisation de la déformation au voisinage du parasite revêt une forme très simple : *localisation au voisinage des sores*. En effet, toutes les hypertrophies sur Bourdaine sont tapissées d'écidies (fig. 6) ; d'ailleurs, nous avons remarqué que c'est au contact même des sores que

s'observe le gigantisme cellulaire le plus considérable. Chaque sore est un foyer d'action déformante : l'hypertrophie peut se faire sentir à une distance de 0^{mm},5 ou même 1 millimètre (fig. 6), quel que soit le développement du mycélium végétatif.

Ainsi la loi de localisation est vraie chez la Bourdaine comme chez le Buis, mais à une autre échelle.

Si l'on veut évaluer par des mesures de surface la quantité approximative du parasite par rapport à l'hôte, on doit tenir compte avant tout de la surface occupée par les sores (sur la figure 6 par exemple) : on trouve qu'avant maturité et déhiscence des écidies cette surface représente le dixième environ de celle occupée par l'hôte. Il faudrait tenir compte aussi de la région entourant chaque écidie, et dans laquelle la proportion de parasite est très importante ($\frac{1}{7}$ d'après la figure 11).

Ræstelia cancellata Rebent. (1).

C'est la Rouille grillagée du Poirier (forme écidienne de *Gymnosporangium Sabinæ* (Dicks.) Wint. : son action déformante a été décrite par PÉGLION (1). GÉNEAU DE LAMARLIÈRE (1) a étudié l'influence de plusieurs autres espèces de *Ræstelia*. Je n'ajoute aux observations de ces auteurs que deux remarques : l'une concerne la nature des cloisonnements hyperplasiques, l'autre les rapports entre la déformation, le développement du mycélium et l'apparition des écidies.

La Rouille grillagée du Poirier a un trait commun avec la Rouille du Buis : c'est aussi une espèce lente. FISCHER (5) dit que l'attaque des feuilles a lieu vers le mois de mai et que les pycnides apparaissent deux ou trois semaines après, les écidies pas avant le milieu d'août ; il note que la Rouille du Poirier est bien plus lente que les autres espèces de *Ræstelia* (sur Sorbier, sur Aubépine, etc.). Dans cette chronologie, insérons aussi le développement de l'hypertrophie : en juillet,

(1) Sur *Pirus communis* L.

l'attaque de Rouille forme sur une petite étendue de limbe foliaire une plage jaune, dépourvue de chlorophylle, aux contours très nettement délimités ; les pycnides sont mûres sur la face supérieure ; la face inférieure est jaune, sans aucun sore ; il n'y a d'hypertrophie sur aucune face. A la fin de juillet ou au début d'août, un bombement se forme sur la face inférieure : toute la plage jaune se relève en un bossellement, souvent très irrégulier, qui atteint l'importance indiquée par la figure 12a ; aucune écidie n'est encore ébauchée.

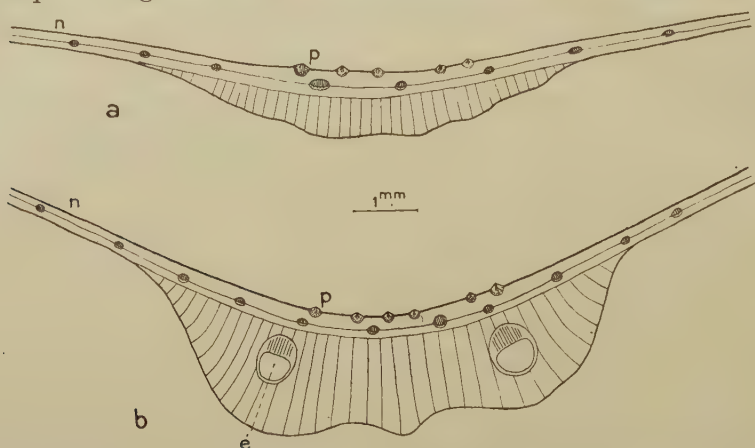


Fig. 12. — Coupes de limbe foliaire de Poirier, attaqué par *Ræstelia cancellata*. Deux degrés de l'hypertrophie : a, avant l'apparition des écidies ; b, après leur apparition (n, limbe normal ; p, pycnide ; é, écidie).

Enfin, pendant le mois d'août, rapidement, se développent les écidies, qui crèvent à la face inférieure, sur l'hypertrophie (fig. 12b).

Nature de l'hypertrophie. — Dans sa morphologie externe, l'hypertrophie déterminée par *Ræstelia cancellata* sur le limbe du Poirier diffère notablement des hypertrophies provoquées par la plupart des formes écidieuses : il s'agit d'une excroissance, dépendance exclusive de la face inférieure, rappelant un cal. L'observation microscopique confirme qu'il s'agit d'un tissu de nouvelle formation, développé par un véritable méristème, où les cloisonnements suivent des directions régulières : la figure 13 montre les files de cellules, disposées perpendiculairement à la surface du limbe ; on voit que chaque file dérive d'une ou plusieurs cellules méristé-

matiques aplaties, situées un peu sous l'épiderme, se cloisonnant un grand nombre de fois sur leur face interne ; les cellules beaucoup moins nombreuses produites sur la face externe sont subérisées : elles protègent le méristème, car la croissance de la tumeur a déchiré l'épiderme.

Ainsi la déformation de la feuille du Poirier consiste dans une hyperplasie intense, mais avec des caractères spéciaux : tout se passe comme si le Champignon provoquait l'apparition d'une assise génératrice subéro-phellodermique sur la face inférieure du limbe.

Rapports entre l'hypertrophie et le mycélium. — L'espèce est lente : il y a un développement mycélien considérable, antérieur à toute élaboration des sores. Cela rappelle *Puccinia Buxi*. Mais il faut noter aussi d'autres faits : 1^o l'hypertrophie est tardive ; 2^o néanmoins elle précède toute différenciation des écidies.

Il y a sans doute un rapport entre l'hypertrophie et la fructification écidienne, puisque les écidies ne se forment pas ailleurs que sur l'hypertrophie elle-même (sur la face inférieure tuméfiée et non sur la face supérieure de structure normale) ; mais ce rapport, s'il existe, ne saurait être le même que chez la Bourdaine : on ne peut pas, chez le Poirier, attribuer l'action déformante aux amas mycéliens qui élaborent les écidies, puisque l'hypertrophie est achevée avant l'apparition des plexus sporogènes.

La relation importante s'établit, dans le cas actuel comme

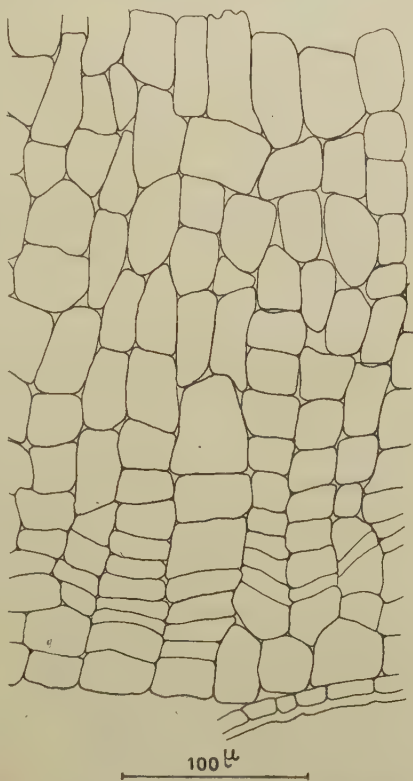


Fig. 13. — Même sujet : détail du méristème engendrant l'hypertrophie.

dans celui de la Rouille du Buis, entre la déformation et le développement du mycélium végétatif : le mycélium abonde dans le tissu déformé (proportion du parasite par rapport à l'hôte : $\frac{1}{6}$, d'après les mesures de surface) ; il disparaît brusquement à la limite de l'hypertrophie.

Gymnosporangium confusum Plowright.

WOERNLE (1), GÉNEAU DE LAMARLIÈRE (2), STEWART (1), WEIMER (1) ont bien décrit les hypertrophies déterminées sur des Genévriers par diverses espèces de *Gymnosporangium*.

Les faits essentiels se retrouvent dans l'action déformante d'une espèce non encore étudiée : il s'agit du *Gymnosporangium* à clavules larges et foncées, croissant en abondance sur *Juniperus Oxycedrus* L. dans les garrigues du Languedoc, et que MAIRE (1), puis FISCHER (2), ont rattaché à l'espèce *Gymnosporangium confusum* Plowright.

Dans la région où elle renferme du mycélium, la tige est

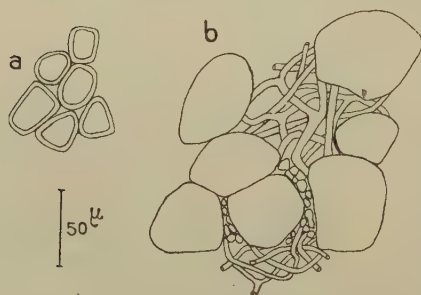


Fig. 14. — Cellules de l'écorce de la tige de *Juniperus Oxycedrus*. — a, tissu normal ; b, tissu envahi par le mycélium de *Gymnosporangium confusum*.

fortement renflée, parfois régulièrement, plus souvent d'un seul côté surtout. Le bois et le liber subissent une hypertrophie moyenne ; l'écorce en subit une considérable ; sur une jeune tige déformée, j'ai mesuré les épaissements suivants : bois, 45 p. 100 ; liber, 120 p. 100 ; écorce, 220 p. 100. Dans l'écorce

il y a à la fois de l'hyperplasie (14 assises cellulaires au lieu de 8 normalement), et du gigantisme cellulaire, que fait connaître la figure 14. Le mycélium est très abondant dans l'écorce, moins répandu dans le liber ; il n'atteint qu'exceptionnellement le bois.

(1) *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. LXI, 1914.

(2) *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, t. XVIII, 1927.

REVUE DES HYPERTROPHIES LOCALISÉES.

D'après les exemples qui viennent d'être étudiés, on peut passer en revue l'ensemble des hypertrophies localisées.

1^o *Hypertrophies à écidies*. — C'est le type de l'*Æcidium* sur Bourdaine, décrit plus haut ; il est très fréquent : la grande majorité des écidies à mycélium localisé lui appartiennent. En voici quelques exemples seulement :

Uromyces Geranii (D. C.) Wint. sur plusieurs *Geranium*.

Uromyces Trifolii (Alb. et Schw.) Wint. sur plusieurs *Trifolium*.

Zaghouania Phyllireæ Pat. sur plusieurs *Phyllirea*.

Puccinia Menthæ Pers. sur plusieurs *Mentha*.

Puccinia Magnusiana Körn. sur plusieurs *Ranunculus*.

Puccinia Caricis (Schum.) Rebent. sur plusieurs *Urtica*.

Puccinia Angelicæ-Bistortæ Kleb. sur *Angelica silvestris* L.

Puccinia Graminis Pers. sur *Berberis vulgaris* L.

Puccinia coronata Corda sur *Rhamnus Frangula* L.

Puccinia coronifera Kleb. sur *Rhamnus cathartica* L.

Puccinia Agropyri Ell. et Ev. sur *Clematis vitalba* L.

Puccinia Poarum Niels. sur *Tussilago Farfara* L.

Dans tous ces cas se retrouvent les caractères essentiels observés chez *Puccinia coronata* : la déformation se ramène à un épaississement localisé au voisinage des écidies ; l'hypertrophie varie beaucoup d'importance, tant par son aspect extérieur que par sa nature anatomique, selon l'organe envahi : faible sur le limbe foliaire, elle peut être très forte sur la nervure, le pétiole ou la tige, l'ovaire ; enfin l'hypertrophie est presque toujours uniformément colorée en jaune par le pigment, qui se trouve aussi dans les écidiospores.

Notons quelques cas intéressants dans cette importante série :

Puccinia Agropyri (forme écidienne sur *Clematis vitalba*) produit des hypertrophies d'une très grande taille ; la figure 15 montre l'extraordinaire importance du gigantisme cellulaire : chaque cellule hypertrophiée prend une dimension égale à l'épaisseur totale du limbe normal.

Puccinia Caricis (forme écidienne sur *Urtica*) et *Puccinia Menthæ* (forme écidienne sur *Mentha*) provoquent des déformations très volumineuses, dont la plus remarquable est un enroulement en spirale de la tige ou du pétiole, comparable à celui que détermine communément *Cystopus candidus* (Pers.) de Bary sur diverses Crucifères. KÜSTER donne une bonne figure de cette altération sur Ortie (1). Je l'ai observée en abondance sur *Mentha viridis* L. dans les cultures du Muséum d'Histoire naturelle, à Paris : la photographie 1 de

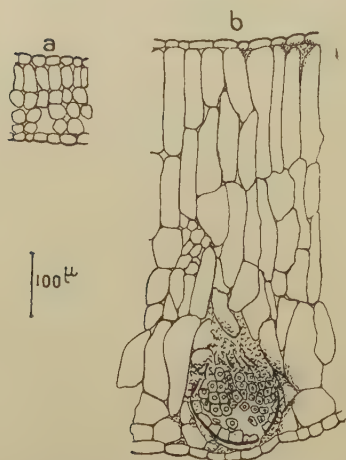


Fig. 15. — Coupe de feuille de Clématite attequée par *Puccinia Agropyri*. — a, partie saine ; b, partie hypertrophiée (montrant une écidie).

la planche I représente un rameau latéral, deux fois contourné, successivement en deux sens différents. Ces curieuses déformations se ramènent à des inégalités de croissance, c'est-à-dire à une hypertrophie irrégulièrement répartie sur les différentes génératrices de la tige.

Chez d'autres espèces, l'hypertrophie localisée prend du volume et de l'indépendance, ce qui lui donne l'aspect d'un organe autonome, d'une petite galle pédonculée : *Zaghouania Phyllireæ* (2) (forme écidienne sur *Phyllirea*) produit des hypertrophies très

variées, notamment, sur les nervures, de petites excroissances couvertes d'écidies. — LINDAU (1) a décrit des galles longuement pédonculées, déterminées sur la Clématite, en Afrique orientale, par *Æcidium Englerianum* P. Henn. et Lindau.

2° *Hypertrophies à Cæoma ou à Uredo primaire*. — Elles sont analogues en tout point aux hypertrophies à écidies ; seulement les sores n'ont pas de périidium, ce qui change beaucoup l'aspect extérieur des plaques rouillées. Ce sont surtout des formes *Cæoma* de *Melampsora* et les formes à

(1) KÜSTER (1), p. 55.

(2) Voir aussi plus bas ; et STÄMPFLI (1).

urédospores primaires des Phragmidiées ainsi que de quelques espèces de *Puccinia* : par exemple *Melampsora Rostrupii* Wagner (*Cæoma* sur *Mercurialis perennis* L.), *Triphragmium Ulmariae* (Schum.) Wint. sur *Spiræa Ulmaria* L., *Phragmidium tuberculatum* J. Müll. sur *Rosa*, *Puccinia bullata* (Pers.) Wint. sur plusieurs Ombellifères.

Un exemple très complet est fourni par *Triphragmium Ulmariae* : on voit, comme chez la Rouille de la Bourdaine, les divers degrés de la déformation, petits renflements insignifiants sur limbe, longues et volumineuses hypertrophies sur nervures ou sur pétiole (Pl. I, phot. 2) ; toutes les plages sont entièrement de la couleur jaune orangé, qui est aussi celle des spores.

Certaines Urédinées exotiques se rattachent à ce type : des espèces d'*Uromycladium*, végétant sur des *Acacia* d'Australie et y déterminant des hypertrophies d'une extraordinaire variété, qui vont jusqu'au type de la galle quand l'attaque est sur la gousse (1) ; *Uredo Læsneriana* P. Henn., qui vit sur certains *Rubus* au Brésil, et dont M^{lle} STÆMPFLI (1) a décrit les effets déformants, allant ici encore de la petite pustule sur limbe à la galle pédonculée sur nervure, pétiole, tige.

3^o *Hypertrophies à Ræstelia*. — Nous en avons vu le type avec *Ræstelia cancellata*. L'ancien genre *Ræstelia* n'est qu'une forme un peu spéciale de l'ancien genre *Æcidium*. Pourtant il faut séparer ici *Ræstelia* d'*Æcidium* à cause des caractères spéciaux de l'hypertrophie du limbe : excroissance latérale formée par les cloisonnements d'un méristème. On ne doit pas faire entrer dans la définition la lenteur du développement, parce que c'est un caractère trop susceptible de variation d'une espèce à l'autre.

4^o *Hypertrophies à téléutospores*. — D'une façon générale, les formes à téléutospores sont beaucoup moins souvent déformantes que les formes éciidiennes. On peut même observer que, chez les Urédinées complètes, c'est-à-dire possédant

(1) Voir les planches de MAC-ALPINE (1) et de beaux échantillons d'herbier au Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

un stade écidien, la forme à téléutospores n'est jamais déformante (exemple : *Puccinia coronata*, forme à téléutospores sur Graminées, non déformante ; forme écidienne sur Bourdaine, déformante) ; nous ne trouverons à cette règle que quelques exceptions [*Gymnosporangium*, *Pucciniastrum Gæpertianum* (Kühn) Kleb.]. Au contraire, chez les Urédinées incomplètes, sans stade écidien (formes *micro* ou *lepto* de SCHRÆTER), la génération à téléutospores est assez souvent déformante. Nous en avons eu un exemple avec *Puccinia Buxi* D. C. ; en voici quelques autres : *Puccinia Adoxæ* Hedw. sur *Adoxa Moschatellina* L. ; plusieurs espèces de Puccinies sur Ombellifères : *Puccinia Ægopodii* (Schum.) Link., *Puccinia enormis* Fuckel... ; certains *Triphragmium* : *Tr. echinatum* Lév. sur *Meum athamanticum* Jacq. ; *Tr. Isopyri* Moug. sur *Isopyrum thalictroïdes* L.

Les caractères sont les mêmes que chez les hypertrophies écidienues, encore que le volume des épaississements soit généralement moindre ; de plus, la teinte jaune, si générale pour les hypertrophies écidienues, est ici l'exception. La lenteur de développement observée chez *Puccinia Buxi* est une propriété particulière à cette espèce.

5° *Hypertrophies vivaces*. — Les hypertrophies des quatre types précédents sont annuelles : elles périssent chaque année avec l'organe qui les porte ; plus exactement, elles périssent à la suite de la sporulation, qui sans doute les épuise. Ainsi, chez la Bourdaine, les déformations sèchent en été, quand les écidies sont vides, bien avant le jaunissement des feuilles qui les portent ; sur les feuilles du Buis, qui sont vivaces, les hypertrophies ne sont pourtant qu'annuelles, puisqu'elles naissent et meurent avec le parasite. Au contraire, les espèces de *Gymnosporangium* sont vivaces : le mycélium vit de longues années dans le rameau du Genévrier, produisant chaque année ses fructifications au même endroit ; aussi l'hypertrophie, toujours solidaire du parasite, se développe-t-elle d'année en année. C'est une Galle polycarpique.

Voici, outre les *Gymnosporangium*, quelques exemples de ce type : la Rouille vésiculeuse des rameaux du Pin, qui

peut être soit une forme autonome [*Peridermium Pini* (Willd.) Kleb.], soit la forme écidienne de *Cronartium asclepiadeum* (Willd.) Fr. ; le Chaudron du Sapin (qui sera étudié plus loin, en même temps que le Balai de sorcière) ; certains types exotiques : *Uromyces Tepperianus* Sacc.

Enfin ces hypertrophies vivaces peuvent revêtir la forme de galles globuleuses : *Uropyxis Rickiana* P. Magn. ; certaines espèces américaines de *Gymnosporangium* (1) et de *Peridermium* (1) [exemple : *Gymnosporangium Juniperi-virginianæ* Schw. (2)].

(1) Cf. STEWART (1) et (2).

(2) Bonne photographie dans KERN (1).

Les attaques étendues.

Beaucoup d'Urédinées présentent simultanément tous les caractères suivants : le mycélium est répandu dans toute la plante; il occupe des organes souterrains où il hiberne, les tiges où il ne fait que passer, les feuilles où il se développe beaucoup et fructifie ; la plante, souvent privée de fleurs, subit une déformation générale, qui lui donne l'allure d'une autre espèce.

Ce type biologique diffère donc de celui des hypertrophies localisées par deux caractères essentiels : d'une part, grande extension du mycélium; d'autre part, et résultant de là, altération régulière de toutes les parties, à l'exclusion de toute difformité locale.

Le cas d'*Euphorbia Cyparissias* L. envahie par la forme écidienne d'*Uromyces Pisi* (Pers.) de Bary est l'exemple le plus classique (1) : les tiges sont anormalement hautes et n'ont pas de ramifications ; les feuilles sont plus courtes,

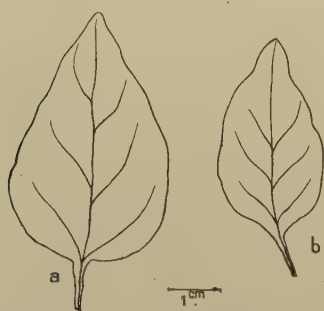


Fig. 16. — Feuilles de *Vinca major* : a, normale ; b, attaquée par *Puccinia Vincæ*.

plus larges, plus épaisses que chez la plante indemne. Le mycélium hiberne dans les rhizomes, monte au printemps par les tiges et forme ses écidies dans les feuilles.

Chez la grande Pervenche (*Vinca major* L.) attaquée par *Puccinia Vincæ* (D. C.) Berk., le tableau de l'altération est analogue : les tiges envahies se dressent au-dessus du massif de Pervenche et ne se ramifient pas ; les feuilles sont, en

longueur et en largeur, plus petites que les feuilles normales (fig. 16) ; en épaisseur, elles les dépassent légèrement.

Les attaques sur Anémones ont fait l'objet de maintes

(1) Cf. surtout le beau travail de TISCHLER (1).

descriptions (1). Il s'agit d'*Æcidium punctatum* Pers. (forme de *Puccinia Pruni-spinosæ* Pers.) sur *Anemone coronaria* L. ou *Anemone ranunculoïdes* L. ; *Puccinia fusca* Relhan et *Æcidium leucospermum* D. C. [forme d'*Ochropsora Sorbi* (Oud.) Diet.] sur *Anemone nemorosa* L. Dans ces divers cas, le mycélium hiberne dans les rhizomes, monte dans les pétioles (directement insérés sur les rhizomes) et fructifie dans les limbes ; les pétioles, qui s'allongent sous l'influence du parasite, portent haut les limbes ; ceux-ci, couverts des spores du Champignon, sont plus courts que normalement : en même temps, ils montrent souvent des indentations moins profondes, ce qui contribue à leur donner une forme générale plus trapue (Pl. I, phot. 3). L'épaississement est très variable selon les espèces ; considérable chez *Anemone coronaria* (*Æcidium punctatum*), il est parfois très faible chez *Anemone nemorosa* (*Æcidium leucospermum* ou *Puccinia fusca*).

En comparant entre eux ces divers exemples, on peut analyser l'altération produite par le Champignon dans les attaques étendues.

D'abord on retrouve, à des degrés divers, l'épaississement de l'organe envahi, comme dans les attaques localisées : c'est l'*hypertrophie*, hypertrophie limitée aux limbes, mais hypertrophie totale des limbes.

Il y a ensuite les modifications du port de la plante : ainsi la suppression des rameaux latéraux chez la tige envahie est peut-être une règle générale ; à vrai dire, on ne l'observe pas chez les Anémones, mais ces plantes, même indemnes, n'ont pas de tige aérienne ramifiée. — Le changement du contour foliaire est aussi une altération à peu près constante, très digne de remarque d'ailleurs, car c'est elle qui contribue le plus à modifier les caractères spécifiques de la plante ; mais il n'est pas aisé d'en donner une formule générale : dans beaucoup de cas, la feuille est rapetissée ; pourtant, dans l'association *Euphorbia Cyparissias*-*Uromyces Pisi*, la feuille, bien que raccourcie, est en même temps très élargie, ce qui

(1) MAGNIN (1), VUILLEMIN (1) et (2), FENTZLING (1), MOREAU (1).

produit en définitive une augmentation de taille ; on serait tenté de conclure que la feuille est plus trapue, mais ce n'est pas vrai chez la Pervenche, dont la feuille devient à la fois plus courte et plus élancée sous l'influence de *Puccinia Vincæ* ; en définitive, la formule la plus générale, sinon la plus intéressante, sera simplement la suivante : le limbe foliaire est plus court chez la plante envahie que chez la plante saine. On n'aperçoit pas du tout la signification de ce changement. — Enfin le port est surtout altéré par allongement de la tige ou du pétiole vertical : cette règle paraît assez générale.

En résumé, l'attaque étendue produit les effets suivants : 1^o hypertrophie des limbes où fructifie le Champignon ; 2^o altérations diverses, dont la mieux définie est un allongement de l'organe vertical de soutien portant les limbes fructifères ; 3^o suppression fréquente, ou du moins réduction, de la floraison (castration parasitaire).

L'hypertrophie est le trait commun aux attaques étendues et aux attaques locales ; il ne sera plus question que d'elle dans la suite de ce chapitre.

Nature anatomique de l'hypertrophie. — Épaississement

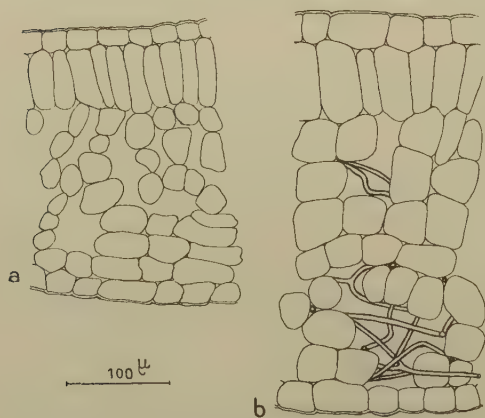


Fig. 17. — Même sujet : détail cellulaire (coupe transversale).

d'un limbe foliaire, l'hypertrophie revêt dans les attaques étendues, comme dans les attaques localisées, les formes de la prolifération et du gigantisme cellulaires.

Très souvent, et en rapport avec une faible valeur de l'épaississement, le gigantisme est seul présent. Dans le cas de la Pervenche

(*Puccinia Vincæ*), on peut faire les observations suivantes (fig. 17) : épaisseur du limbe normal 250 μ , du limbe envahi

350 μ ; les assises cellulaires sont les mêmes dans l'organe normal et dans l'organe déformé (épiderme supérieur, une assise palissadique, sept assises de parenchyme lacuneux, épiderme inférieur) ; les cellules palissadiques sont un peu plus larges dans le limbe envahi que dans le limbe normal (20 μ au lieu de 15 en moyenne, la longueur valant 50 μ) ; quant aux cellules du parenchyme lacuneux, leur diamètre moyen est de 35 μ dans le premier, 25 μ dans le second.

Les Anémones montrent des hypertrophies analogues,

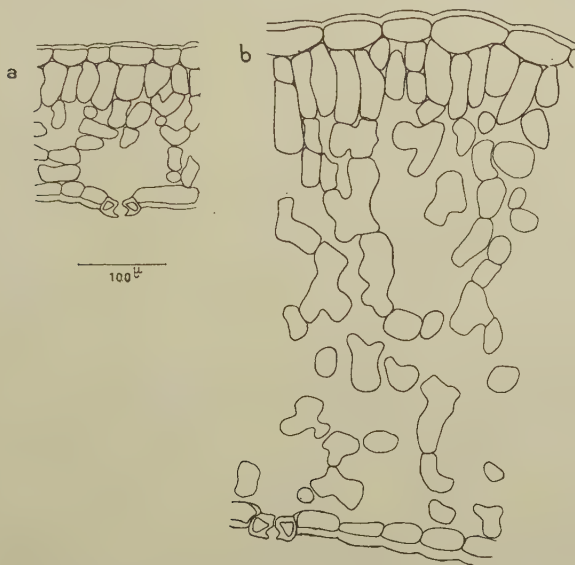


Fig. 18. — Coupe de feuille d'*Anemone coronaria* : a, normale ; b, hypertrophiée par *Ecidium punctatum*.

mais avec une tendance à l'hyperplasie : *Ecidium leucospermum*, qui peut doubler l'épaisseur du limbe, agrandit toutes les cellules et en augmente aussi légèrement le nombre (5 assises de parenchyme lacuneux en moyenne, au lieu de 3 à 4 normalement). — L'hypertrophie d'*Anemone coronaria* (*Ecidium punctatum*) est très considérable (épaisseur du limbe plus que triplée) et modifie profondément l'aspect de la feuille ; elle procède d'un gigantisme cellulaire intense et d'une hyperplasie souvent très marquée (fig. 18) : dans le parenchyme lacuneux, le nombre des cellules peut doubler ; le parenchyme palissadique garde assez bien son individualité,

malgré une tendance fréquente au cloisonnement transversal de ses cellules.

Dans d'autres cas, la prolifération cellulaire est constante :

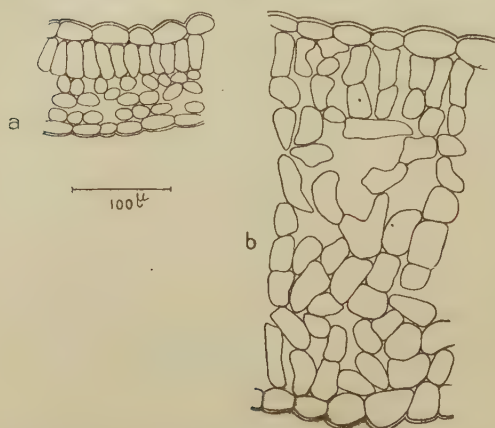


Fig. 19. — Coupe de feuille d'*Euphorbia verrucosa* : a, normale ; b, hypertrophiée par *Uromyces excavatus*.

TISCHLER (1) a montré une hyperplasie considérable dans l'attaque d'*Uromyces Pisi* sur *Euphorbia Cyparissias* (15 assises de parenchyme lacuneux au lieu de 3 à 4 assises normales ; dédoublement de la palissade). — La figure 19 illustre le même fait d'après un autre exemple : la feuille d'*Euphorbia verrucosa* Lam., atta-

quée par *Uromyces excavatus* (D. C.) Lév., a de deux à trois fois plus d'assises de parenchyme lacuneux que la feuille indemne ; les cellules de la palissade sont dédoublées par une cloison transversale.

Localisation de l'hypertrophie. — On retrouve la règle générale : l'hypertrophie se localise au voisinage d'un mycélium abondant. Deux faits importants illustreront cette loi :

1^o Le parasite envahit la totalité de la plante, ou du moins une partie étendue, par exemple un rameau avec tout ce qu'il porte ; mais il n'hypertrophie que les feuilles. En effet, les autres organes ont une structure normale, et même la tige est souvent plus faible chez une plante envahie que chez une plante indemne : TISCHLER (1) l'a montré pour *Euphorbia Cyparissias* (*Uromyces Pisi*), STÄMPFLI (1) pour *Bupleurum falcatum* (*Puccinia Bupleuri-falcati*) ; et la figure 20 ci-contre indique la même tendance chez la Pervenche (*Puccinia Vincæ*).

Comment doit-on interpréter la localisation foliaire de l'hypertrophie ? TISCHLER envisageait deux parasitismes :

le vrai, qui implique action mutuelle des deux associés, et qui existerait dans la feuille ; et le « parasitisme spatial » (*Raum-parasitismus*), simple cohabitation au même lieu, sans interaction : ce serait le cas des tiges et des rhizomes. TISCHLER cherchait à expliquer la déformation par la présence de suçoirs ; c'est dire que le parasitisme spatial devait être caractérisé par leur absence. Mais TISCHLER observait, chez *Euphorbia Cyparissias*, des suçoirs dans la tige et le rhizome, qui ne sont pas déformés ; souvent même c'est dans l'organe souterrain que les suçoirs sont le mieux caractérisés (1).

En réalité, il n'y a pas de distinction anatomique entre le

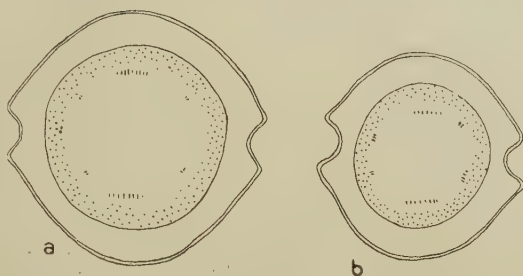


Fig. 20. — Coupe transversale de la tige de *Vinca major* sous le bourgeon terminal : a, saine ; b, envahie par *Puccinia Vincæ*. (Indication schématique des tissus : épiderme, écorce, liber, bois, moelle. — Grossissement : 1 × 20 environ.)

mycélium hypertrophiant et le mycélium qui ne déforme pas. Mais il y a une grande différence de quantité : dans les rhizomes, le mycélium est rare (ainsi dans le tubercule d'*Anemone coronaria* attaquée par *Æcidium punctatum*, le volume du parasite ne représente pas le centième du volume de l'hôte). D'ailleurs, il est possible que le mycélium des rhizomes soit la plupart du temps en vie ralentie, car il ne prolifère qu'au printemps, quand il envoie des hyphes dans les jeunes pousses. — D'autre part, dans les tiges aériennes, le mycélium ne fait que passer : TISCHLER a montré qu'*Uromyces Pisi* grimpe souvent par les vaisseaux de l'Euphorbe et les remplit de ses hyphes ; mais il meurt très vite : on le trouve vivant au point végétatif seulement, à l'entrée des toutes jeunes feuilles. Pratiquement donc la tige n'est pas envahie. En revanche, dans les feuilles, le parasite se ramifie indéfiniment et fructifie : on peut évaluer qu'il y occupe le huitième du volume de l'hôte environ.

(1) DOWSON, Ueber das Myzel des *Æcidium leucospermum* und der *Puccinia fusca* (*Zeitschr. Pflanzenkrankh.*, t. XXIII, 1913).

En résumé, le mycélium peu abondant, quiescent ou éphémère des organes souterrains ou de la tige n'est pas hypertrophiant. Au contraire, le mycélium abondant, vivant, fructifiant de la feuille, est hypertrophiant. L'interprétation par la quantité et la vitalité du parasite est la seule actuellement possible.

2° Il arrive que la feuille ne soit pas complètement envahie : dans ce cas, elle n'est aussi que partiellement épaissie, et la concordance est exacte entre l'extension de l'hypertrophie et l'extension du parasite.

De telles attaques partielles de feuilles ont été notées par TISCHLER (1) sur *Euphorbia Cyparissias* (*Uromyces Pisi*), par MAGNIN (1) sur *Euphorbia silvatica* Jq. [*Endophyllum Euphorbiæ-silvaticæ* (D. C.) Wint.].

De fait, on les observe très fréquemment sur les Euphorbes

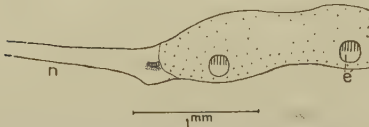


Fig. 21. — Feuille d'*Euphorbia silvatica* partiellement envahie par *Endophyllum Euphorbiæ-silvaticæ* : limite du normal (n) et de l'hypertrophié (avec écidies é).



Fig. 22. — Feuille d'*Euphorbia Cyparissias* partiellement envahie par *Uromyces Pisi* (pycnides). Vue de face. — Gross. : 1 × 2.

(fig. 21) ; chez *Euphorbia Cyparissias*, c'est parmi les feuilles de la base de la tige qu'on les rencontre le plus régulièrement ; la figure 22 montre que l'élargissement transversal du limbe est limité, lui aussi, comme l'hypertrophie, à la zone portant les sores.

Les attaques partielles existent aussi chez les Anémones : la photographie 3 (Pl. I) montre, ici encore, l'altération du contour foliaire liée à l'hypertrophie et à l'invasion parasitaire.

Enfin, chez *Epilobium hirsutum* L., l'attaque du limbe par la forme écidienne de *Puccinia Epilobii-tetragoni* (D. C.) Wint. est le plus souvent partielle et rigoureusement délimitée (Cf. plus bas, p. 50).

Hypertrophie et sporulation. — L'organe hypertrophié est en même temps le lieu de fructification du Champignon :

seules les feuilles sont épaissies, seules aussi elles portent les sores.

Le rapport entre l'hypertrophie et la sporulation a été noté plus haut, chez certaines attaques localisées. D'ailleurs, les espèces étendues qui sont envisagées maintenant sont à fructification rapide : il n'y a pas de long développement mycélien préalable ; aussi les ébauches de sores forment-elles bien vite la partie principale du parasite. Le lien entre l'hypertrophie et la sporulation est donc tout naturel. Mais il revêt divers aspects, qui méritent d'être décrits.

Tantôt l'hypertrophie est uniforme, atteignant la même valeur dans toute l'étendue du limbe ; tantôt elle se compose de bossellements juxtaposés.

Chez *Euphorbia Cyparissias* (*Uromyces Pisi*), le gonflement est en général continu (fig. 23 a) ; parfois il y a deux demi-limbes hypertrophiés réunis par une nervure dont l'épaisseur est normale : dans ce cas, l'hypertrophie est généralement moins intense et peut se décomposer en légers bombements, dont chacun correspond à une écidie (fig. 23, b).

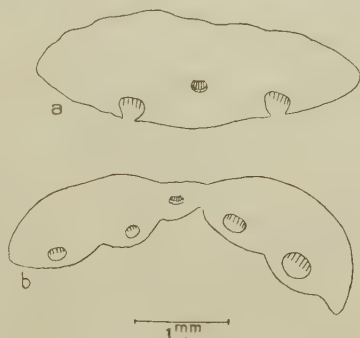


Fig. 23. — Coupes de feuilles d'*Euphorbia Cyparissias* déformées par *Uromyces Pisi* (écidies).

Des hypertrophies plus faibles ont un aspect franchement

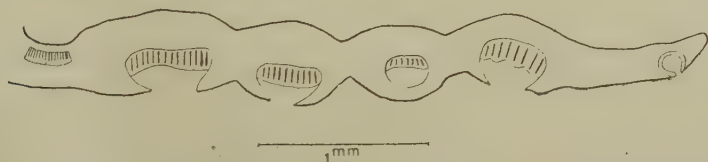


Fig. 24. — *Euphorbia verrucosa* déformée par *Uromyces excavatus* : coupe schématique, allant de la nervure principale au bord de la feuille. Plusieurs écidies, une pycnide.

bosselé, chaque gonflement ayant pour centre un sore : c'est le cas d'*Euphorbia verrucosa* (*Uromyces excavatus*) (fig. 24).

Le cas le plus remarquable est celui des pycnides : en général peu hypertrophiantes, elles ne déterminent qu'une faible déformation générale ; mais elles sont souvent portées sur

un coussinet de cellules géantes, exactement délimité : la figure 25, relative à *Anemone coronaria* (*Æcidium punctatum*), montre les cellules épidermiques hypertrophiées, emballées dans le mycélium sous-jacent à la pycnide.

Ainsi les sores sont les foyers de l'action déformante, et l'élément topographique de l'hypertrophie n'est autre que le gonflement qui se produit autour du sore. Selon son intensité, le pouvoir hypertrophiant s'irradie plus ou moins loin à partir de chaque centre, et les zones d'épaississement local

peuvent confluer en une hypertrophie générale uniforme.

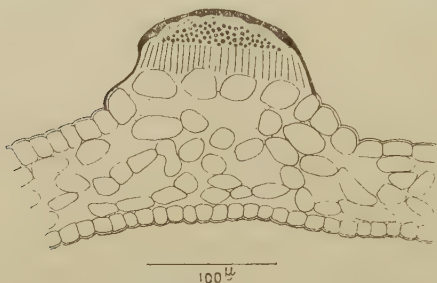


Fig. 25. — Pétale d'*Anemone coronaria* attaqué par *Æcidium punctatum* : coupe dans une pycnide ; en pointillé, mycélium sous-jacent.

L'intérêt de tous ces faits, c'est de montrer de plus en plus clairement que l'hypertrophie est un phénomène local : elle est localisée dans les feuilles, seuls organes abondam-

ment envahis ; localisée dans les parties effectivement envahies des feuilles ; localisée enfin au contact des masses mycéliennes considérables que représentent les sores.

Les attaques étendues apparaissent au premier abord comme des altérations générales du port de la plante. Mais, en les examinant de plus près, on y découvre une altération spéciale, l'hypertrophie, qui, malgré sa grande extension, est par nature localisée : qu'il s'agisse d'un parasite local ou d'un parasite général, l'hypertrophie demeure le même phénomène. Le mode d'action des deux groupes de parasites est au fond le même, et il est local ; la différence est dans le degré de l'extension mycélienne.

D'ailleurs, on trouve des intermédiaires entre les attaques étendues et les attaques localisées : les feuilles partiellement déformées, qui viennent d'être signalées sur des Euphorbes et sur d'autres plantes, répondent, prises isolément, au type des hypertrophies locales. Le cas de *Puccinia Epilobii-tetragoni* sur *Epilobium hirsutum* est plus significatif encore :

très souvent l'attaque ne s'étend qu'à un segment de rameau, pénètre les feuilles qui en dépendent, mais n'occupe qu'une partie du limbe de chacune d'elles (1).

REVUE DES ATTAQUES ÉTENDUES.

D'après la bibliographie (2), et à la suite d'un examen personnel de l'Herbier du Muséum d'Histoire naturelle de Paris, je puis donner la liste provisoire suivante des Urédinées européennes qui se manifestent par des attaques étendues.

1^o Formes écidienues.

Uromyces Pisi (Pers.) de Bary et espèces voisines : *Ur. striatus* Schroet., etc.

Uromyces caryophyllinus (Schränk) Winter.

Uromyces valesiacus Ed. Fisch. et *Ur. lapponicus* Lagerh.

Uromyces Primulæ Fuckel et *Ur. Primulæ-integrifoliæ* (D. C.) Lév.

Puccinia Pruni-spinosæ Pers.

Puccinia longissima Schröt.

Puccinia Passerinii Schröt.

Puccinia Falcariæ (Pers.) Fuck. et *P. Buplevri-falcati* (D. C.) Wint.

Puccinia Tragopogi (Pers.) Corda et *P. Scorzonæræ* (Schum.) Jacky, *P. Podospermi* D. C., *P. Crepididis* Schröt.

Puccinia Epilobii-tetragoni (D. C.) Wint. et *P. Epilobii-Fleischeri* Ed. Fisch.

Puccinia albescens Grev.

Puccinia Harioti Lagerh. et *P. Mayorii* Ed. Fisch.

Puccinia Soldanellæ (D. C.) Fuckel.

Ochropsora Sorbi (Oud.) Diet.

Æcidium Phyteumatis Unger.

Æcidium Parthenii Har. et Pat.

(1) Ce cas limite doit pourtant être classé dans les attaques étendues, à cause de la distinction de deux *mycelia* : l'un fugace, stérile, dans la tige ; l'autre abondant, sporifère, dans la feuille.

(2) Cf. surtout FISCHER (5).

Endophyllum Euphorbiæ-silvaticæ (D. C.) Wint. (1).

Endophyllum Sempervivi Lév. (1).

2^o *Formes à téléutospores.*

Uromyces scutellatus (Schr.) Lév. et espèces voisines :

Ur. excavatus (D. C.) Lév., etc.

Uromyces Phyteumatum (D. C.) Ung.

Uromyces Alchimillæ-alpinæ Ed. Fisch.

Uromyces Primulæ-minimæ Ed. Fisch.

Puccinia fusca Relhan et *P. Pulsatillæ* (Opiz) Rostr.,
P. Thalictri Chevall.

Puccinia Vincæ (D. C.) Berk.

Puccinia Epilobii D. C.

Puccinia Betonicæ (A. et S.) D. C. et *P. Vossii* Körnicke.

Puccinia Thlaspeos Schubert.

Melampsorella Caryophyllacearum (D. C.) Schröt.

Chrysomyxa Pirolæ (D. C.) Rostr.

3^o *Formes à urédospores.*

Uromyces Alchimillæ (Pers.) Wint.

Puccinia suaveolens (Pers.) Rostr. et *P. montana* Fuckel.

Melampsorella Symphyti (D. C.) Bub.

Ce dernier groupe est d'ailleurs hétérogène : *Uromyces Alchimillæ* répond au type général ; *Puccinia suaveolens* produit une altération spéciale (2) ; *Melampsorella Symphyti* n'a pas d'action déformante.

(1) Les *Endophyllum* doivent être considérés comme des formes écidienues isolées, dont les écidiospores ont la fonction cytologique de téléutospores.

(2) Cf. WAKKER (1).

Le Balai de sorcière du Genévrier.

Le « Cade », *Juniperus Oxycedrus* L., porte fréquemment dans le midi de la France des touffes de rameaux très serrés, qui ont reçu le nom de *Balais de sorcière*. C'est PATOUIL-LARD (1) qui a attiré l'attention sur ces anomalies ; il décrivait en même temps le Champignon parasite responsable de la déformation : *Gymnosporangium gracile* Pat.

J'ai trouvé en grande abondance le Balai de sorcière avec le parasite dans beaucoup de garrigues du Languedoc : aux environs du Pont du Gard, dans la vallée du Vidourle, dans toute la région comprise entre Montpellier et Ganges.

Le Balai de sorcière se présente d'abord comme une boule très compacte : les rameaux forment un enchevêtrement serré, que la lumière ne traverse pas, caractère d'autant plus apparent que le feuillage normal de l'arbre est très léger. Cet aspect rappelle un nid de pie.

Tantôt la touffe arrondie est portée par un rameau latéral de l'arbre, qui lui constitue une manière de pédoncule (le manche du balai) ; tantôt elle est fixée sur le côté du tronc et le cache dans son enchevêtrement : ce dernier aspect est très fréquent, mais risque de passer inaperçu ; il faut écarter les branches latérales saines de l'arbre, pour bien distinguer la touffe anormale serrée autour du tronc.



Fig. 26. — Silhouette d'un Genévrier portant latéralement un grand Balai de sorcière à *Gymnosporangium gracile*. Hauteur totale : 1 m, 20.

Dans d'autres cas, l'altération s'étend à toute une partie importante de l'arbre, parfois presque à la totalité : la forme en boule est alors moins apparente, parce que le Balai de sorcière n'a plus de véritable autonomie ; c'est le port de

(1) PATOUIL-LARD, Champignons algériens nouveaux ou peu connus (*Bull. Soc. myc. Fr.*, t. XVIII, 1902).

l'arbre qui est localement modifié, beaucoup plus compact, aux contours plus arrondis : un aspect fréquent est celui dont la figure 26 donne la silhouette ; l'arbre est élancé dans sa moitié saine, trapu dans sa moitié envahie.

Avec la diversité d'aspect va de pair une grande variabilité de taille : la boule arrondie a un diamètre variant de 10 à 60 centimètres ; les dimensions peuvent être encore plus considérables, s'il s'agit d'une déformation généralisée.

Si on écarte les rameaux du Balai de sorcière, on trouve à l'intérieur un grand nombre de feuilles et de brindilles mortes, remplissant les interstices : ce sont des feuilles et de jeunes pousses des années précédentes, mortes étouffées et privées de lumière.

Ensuite, du moins si l'examen est fait au début du printemps (février, mars), on observe sur tous les rameaux de quelque importance les languettes sporifères ou *clavules*, gélatineuses, orangées, du Champignon : elles se dressent, bien pointues, de couleur très vive, remarquables surtout quand elles sont gonflées par la pluie ; bien vite après la maturité, la sécheresse de quelques jours les racornit complètement ; elles s'appliquent contre l'écorce du rameau et finissent souvent par tomber, en sorte que, dès la fin de mars, on a du mal à les observer.

Le Balai de sorcière est toujours stérile ; on n'y voit jamais les baies rouges qui abondent sur les branches saines de l'arbre.

Pris séparément, les rameaux qui constituent le Balai de sorcière ne présentent pas de caractères spéciaux : leurs formes sont souvent moins régulières que celles des rameaux normaux ; ils sont un peu contournés, sans doute par suite des compressions qu'ils se font subir mutuellement. Par ailleurs, leur structure est normale, et on ne remarque non plus aucune particularité dans les feuilles, ni dans leur forme, ni dans leur insertion.

Ainsi les éléments ne sont pas altérés ; l'anomalie est dans le groupement : le Balai de sorcière est une touffe de rameaux serrés les uns contre les autres, se dirigeant plus ou moins régulièrement vers le haut.

Nous commencerons l'étude plus détaillée du Balai de sorcière du Genévrier par celle de l'extension du parasite.

Comme chez la plupart des espèces de *Gymnosporangium*, les clavules sont insérées sur tout le pourtour des rameaux, crevant irrégulièrement l'écorce.

Par contre, l'extension longitudinale des clavules est exceptionnelle : elle embrasse non seulement plusieurs entre-nœuds d'un même rameau, mais encore tous les rameaux qui naissent au même point pour former un Balai de sorcière ; elle est donc d'un tout autre ordre que chez les espèces banales de *Gymnosporangium*, qui se localisent le plus souvent dans une partie d'entre-nœud. Pourtant les tiges ne sont pas entièrement envahies : nous avons noté que les clavules n'apparaissent pas à l'extérieur de la touffe enchevêtrée ; en effet, elles n'existent pas dans le chevelu des pousses de l'année, qui est seul visible de l'extérieur. Je n'ai jamais observé de clavules sur les entre-nœuds de l'année, j'en ai vu parfois sur ceux de l'année précédente ; en général, l'extension des clavules est limitée aux entre-nœuds de deux ans et à tous les entre-nœuds plus âgés. Les clavules sont donc, dans une certaine mesure, mêlées aux feuilles, dont elles ont la taille et la forme mais non la couleur ; néanmoins, elles se trouvent surtout sur des rameaux du centre déjà privés de leurs feuilles par la compression et l'obscurité.

L'extension longitudinale du mycélium coïncide avec celle des clavules : le mycélium s'avance dans les jeunes pousses, mais ne dépasse pas la zone fructifiée ; il manque, comme les spores, dans les entre-nœuds les plus jeunes. Donc la sporulation suit de très près la progression du mycélium, et l'examen des clavules donne une connaissance exacte du développement mycélien. Ainsi le mycélium de *Gymnosporangium gracile* a une bien plus grande extension longitudinale que celui des autres espèces de *Gymnosporangium* de la flore française ; mais ce n'est pourtant pas un parasite du bourgeon, comme les Rouilles étudiées au chapitre précédent (type *Uromyces Pisi*).

L'extension transversale du mycélium ne présente pas de particularités remarquables. La figure 27 la fait connaître :

le mycélium est localisé dans l'écorce, formant des amas volumineux dans les méats ; il peut lui arriver de s'enfoncer quelque peu dans les tissus vasculaires, mais c'est peu important. D'ailleurs, dans l'écorce même, le mycélium n'est très abondant qu'au voisinage des points d'insertion des clavules ; c'est le phénomène qui a été observé plus haut chez la Rouille de la Bourdaine : réduction du mycélium végétatif au profit

de l'organe reproducteur. En somme, par l'extension mycélienne transversale, *Gymnosporangium gracile* n'est pas une espèce aberrante.

En revanche, l'espèce est aberrante par l'absence de pouvoir hypertrophiant. L'hypertrophie du rameau envahi est la règle chez les autres espèces du genre, dans la flore française (cf. p. 36) ; elle atteint une importance considérable chez les espèces galligènes de la flore américaine (cf. p. 41). Ici elle est nulle : je n'ai observé aucune différence anatomique entre le rameau couvert de clavules du Balai de sorcière et le rameau indemne de *Juniperus Oxycedrus*.

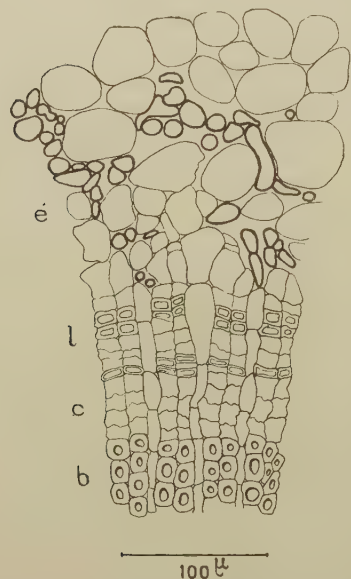


Fig. 27. — Coupe dans la tige du Balai de sorcière du Genévrier. — b, bois ; c, cambium ; l, liber (avec fibres) ; é, écorce (renfermant le mycélium).

Ainsi l'examen microscopique confirme les conclusions de l'observation à l'œil nu : les éléments sont normaux ; le Balai de sorcière du Genévrier est affaire de groupement et de mode de croissance.

Ce sont ces derniers traits qu'il faut maintenant analyser. Les photographies 4 et 5 de la planche I représentent à la même échelle un rameau normal et un rameau altéré ; la comparaison des deux objets révèle les deux caractères propres au Balai de sorcière : abondance de la ramification, croissance verticale des rameaux.

L'excès de ramification ou *polycladie* est le trait le plus apparent, car il détermine la compacité du Balai de sorcière. Les numérations suivantes ont été faites sur des exemplaires moyens : sur une longueur de 10 centimètres, la branche saine portait huit ramifications de premier ordre et dix ramifications de second ordre ; sur la même longueur, la branche altérée en portait vingt de premier ordre et trente de second ordre. On s'explique ainsi l'aspect révélé par les photographies 4 et 5 (Pl. I) : une branche normale peu ramifiée, laissant voir toute son architecture ; une branche altérée, si rameuse qu'elle forme une touffe opaque.

La *croissance verticale* se manifeste par l'orientation parallèle des rameaux vers le haut : chez la branche normale (phot. 4), les ramifications secondaires se dirigent perpendiculairement à l'axe principal ; au contraire, chez la branche déformée (phot. 5), les ramifications de tout ordre se redressent vers le haut, s'étendant parallèlement à l'axe qui les porte. C'est d'ailleurs cette propriété qui justifie la comparaison de l'anomalie avec un balai, car un balai est un faisceau de baguettes parallèles.

Ainsi le Balai de sorcière du Genévrier se ramène à deux altérations, qui paraissent de prime abord bien distinctes : *polycladie*, généralisation de la croissance verticale aux rameaux de tout ordre. Ces deux anomalies ont-elles une importance égale ? Sont-elles même indépendantes ? Il faut l'examiner.

On peut tenter d'isoler les deux caractères : dans ce but, on cherchera des stades jeunes, présentant l'anomalie à un état encore rudimentaire, peut-être partiellement différencié seulement. Mais cette tentative n'aboutit pas : les jeunes Balais de sorcière sont plus petits, mais non plus simples, que les Balais de sorcière âgés. La photographie 6 (Pl. II) en représente le type : sur le rameau latéral de droite s'est développée une petite touffe compacte, franchement dressée ; ainsi les deux caractères sont déjà simultanément présents. Il en est toujours ainsi : l'observation d'un très grand nombre de Genévriers dans diverses parties du Languedoc m'oblige

à conclure qu'il n'existe pas de Balais de sorcière plus simples que le type déjà décrit.

Ainsi la polycladie et la croissance verticale se présentent solidairement. Il faut analyser le lien qui les unit. Certains indices font supposer que la seconde pourrait n'être qu'une conséquence de la première.

D'abord la croissance verticale apparaît plutôt comme une tendance moyenne du groupe que comme la propriété définie de certains rameaux. La photographie 5 (Pl. I) accusait une orientation verticale très frappante, et vraiment générale, de toute la ramification ; mais elle représentait une branche isolée, séparée artificiellement de l'ensemble du Balai de sorcière dont elle fait partie : c'est un élément d'une boule volumineuse comme celle qui est représentée par la silhouette de la figure 26 ; c'est un secteur de la sphère ; on ne trouve jamais la branche seule. Aussi ne doit-on pas envisager les propriétés du rameau isolé, mais celles du Balai de sorcière pris dans son ensemble : or celui-ci a la forme d'une boule, précisément parce que les rameaux divergent en tous sens ; le plus grand nombre sont verticaux certes ; mais, sur les bords, beaucoup s'orientent vers l'extérieur. Ainsi la verticalité n'est guère que la moyenne.

Le Balai de sorcière du Genévrier rappelle beaucoup un Saule taillé en têtard : sur le moignon naissent beaucoup de bourgeons adventifs, d'où sortent des tiges qui s'orientent en tous sens ; ici encore, la moyenne est verticale. Sans doute la multitude des bourgeons suffit-elle à rendre compte de cet aspect : beaucoup de jeunes pousses partent simultanément ; faute de hiérarchie dans le temps, il n'y a pas non plus de hiérarchie dans l'espace : il y a non pas un tronc et ses ramifications, mais une touffe de tiges d'égale dignité, s'élevant côte à côte, mais irrégulièrement, vers le haut. Ainsi la polycladie entraînerait une tendance confuse du groupe de rameaux à croître verticalement.

D'autre part, la croissance verticale présente chez l'altération du Genévrier un caractère très spécial, qui doit retenir

l'attention : *seuls les entre-nœuds âgés sont dressés*. La photographie 7 (Pl. II) représente un Balai de sorcière privé à dessein de ses feuilles par dessiccation, en vue de laisser voir la direction de croissance des branches principales : celles-ci sont verticales ; sur le vivant, le même objet avait l'aspect d'une tête chevelue : on ne voyait qu'une boule, couverte de jeunes pousses croissant en tous sens et cachant sous leur enchevêtrement l'architecture interne.

D'une façon générale, la structure du Balai de sorcière du Genévrier répond au schéma suivant : l'organe est à développement centrifuge ; tous les rameaux naissent d'un même foyer, centre de la sphère, et croissent en rayonnant. On peut donc distinguer des sphères concentriques de plus en plus larges, correspondant aux âges successifs du Balai de sorcière (fig. 28) ; une dernière sphère, tout à fait externe, est spécialement intéressante à envisager : c'est la sphère des rameaux d'un ou deux ans. En effet, à la surface de toutes les sphères internes, les rameaux sont dirigés selon le rayon ; au contraire, à la surface de la dernière sphère, les rameaux suivent n'importe quelle direction : beaucoup sont tangentiels. C'est le chevelu périphérique ; il est fait de pousses minces, qui tombent facilement par la dessiccation : c'est seulement après leur chute qu'on remarque l'orientation verticale de l'ensemble.



Fig. 28. — Mode de croissance du Balai de sorcière chez le Genévrier.

Ainsi la croissance verticale ne se révèle qu'après quelques années. On chercherait en vain à mettre ce fait en rapport avec la répartition du mycélium, localisé lui aussi dans les organes âgés : il est bien peu vraisemblable que le mycélium provoque un redressement secondaire des entre-nœuds âgés, car tout redressement géotropique implique une influence active de l'entre-nœud terminal ; or celui-ci garde une direc-

tion indécise, et pourtant les parties âgées prennent une disposition définie. Ce n'est donc pas affaire de tropisme, puisque l'organe de croissance, la pointe, n'intervient pas.

Mais il est aisé de concevoir une autre explication. Dans la sphère des plus jeunes rameaux, on peut distinguer en gros deux sortes de pousses : les pousses radiales et les pousses tangentielles ; celles-là, se dirigeant vers l'extérieur, croissent aisément et agrandissent la sphère ; celles-ci, par contre, se gênent mutuellement et même sont bientôt ensevelies dans l'ombre, quand la sphère a grandi : elles périssent. Il y a donc une sélection : seules les pousses rayonnantes peuvent devenir âgées et contribuer à l'architecture du Balai de sorcière. On s'explique ainsi la croissance en boule de la touffe anormale. Ce n'est pas une vue hypothétique, car on retrouve dans le Balai toute la masse des pousses tangentielles étouffées (cf. plus haut, p. 54).

Deux remarques de nature toute différente conduisent donc à la même conclusion : chez le Balai de sorcière du Genévrier, la polycladie est primordiale, mais non le changement de la direction de croissance.

En effet, d'une part la forme en boule est générale, et elle traduit le pullulement des bourgeons : la croissance verticale s'ensuit, orientation moyenne d'une multitude de rameaux sans hiérarchie.

D'autre part, à tout état de développement du Balai de sorcière, les plus jeunes pousses marquent l'absence de tropisme défini ; des nécessités géométriques, tenant à la divergence de rameaux nombreux à partir d'un centre, suffisent à imposer, par une contrainte secondaire, l'orientation verticale de l'ensemble.

Donc, chez le Balai de sorcière du Genévrier, il est vraisemblable que la croissance verticale se ramène à une répercussion de second ordre, sans altération véritable du tropisme, donc sans signification biologique profonde ; alors ce Balai de sorcière peut être défini comme une *zone de polycladie* : prolifération active de bourgeons au voisinage du mycélium.

Le Balai de sorcière du Sapin. •

Le Sapin blanc (*Abies pectinata* L.) porte très fréquemment un *Balai de sorcière* bien caractérisé, qui a déjà été maintes fois étudié.

DE BARY (1), dès 1867, l'a minutieusement décrit et a montré ses rapports avec une autre affection, plus fréquente encore, du Sapin, le *Chaudron* ou *Dorge*. Le Chaudron est une hypertrophie de la branche du Sapin ; le Balai de sorcière est un rameau anormal qui se développe sur un Chaudron. Les deux altérations sont provoquées par le même Champignon, *Æcidium elatinum* A. et S., dont le mycélium végétatif vit de longues années dans le Chaudron et dans les rameaux du Balai, tandis que les écidies se forment seulement dans les feuilles du Balai.

Plus tard ÉDOUARD FISCHER (3 et 4) a montré que ce Champignon est la forme écidienne de *Melampsorella Caryophyllacearum* (D. C.) Schröt., dont la génération à téléospores attaque diverses Alsinées.

L'étude anatomique du Balai de sorcière a été faite par HARTMANN (1) et, sur une autre espèce de Sapin, par ANDERSON (1).

L'étude du Balai de sorcière est reprise ici, en vue de la recherche des altérations élémentaires. Les exemplaires utilisés pour ce travail proviennent des environs de Berne, des sapinières des Vosges lorraines et alsaciennes, un peu aussi d'Auvergne.

La photographie 8 (Pl. III) fournira une première description : sur une branche latérale, horizontale du Sapin, se dresse vertical, comme un petit arbre indépendant, un Balai de sorcière bien ramifié. On voit, sur la branche saine qui le porte, un renflement globuleux, le Chaudron, dont le Balai prend naissance. Celui-ci a un tronc épais, vertical. La ramification est assez abondante, concentrée surtout aux niveaux

des nœuds annuels, éparse aussi en pousses adventives qui sortent des entre-nœuds; en moyenne, le nombre des rameaux est plus grand que sur une branche normale; surtout la ramification est irrégulière: des pousses émanant du même nœud sont de force et de longueur inégales; souvent un rameau croissant au milieu d'un entre-nœud prend un grand développement et contribue encore à rompre la symétrie. Toutes les ramifications sont hypertrophiées: leur diamètre est bien plus grand que celui des ramifications saines de même âge, visibles sur la branche normale portant le Balai. Les feuilles sont localisées sur les pousses de l'année, car elles sont caduques et ne se reforment pas au printemps sur les organes qui les ont perdues en automne. De plus, elles sont orientées en tous sens autour du jeune rameau qui les porte, au lieu d'être disposées toutes dans le même plan, comme c'est le cas chez le rameau normal du Sapin. Les feuilles sont plus claires, plus épaisses, plus courtes que les feuilles saines: en effet elles sont pauvres en chlorophylle, et elles montrent une structure hypertrophique liée à la présence des écidies qui crèvent à la face inférieure. Enfin, sur le Balai de sorcière, on n'observe pas de cônes de Sapin.

On peut résumer cette description par l'énumération suivante des caractères du Balai de sorcière:

Caractères de la tige: polycladie, irrégularité des entre-nœuds, croissance verticale, hypertrophie.

Caractères de la feuille: orientation en tous sens autour de la tige, caducité, hypertrophie.

Castration parasitaire.

Ces caractères sont d'importance inégale. Il faut mettre en évidence ceux qui sont à la fois essentiels et spécifiques du Balai de sorcière.

La castration parasitaire est sans doute, dans ce cas comme dans un grand nombre d'autres cas de parasitisme, une répercussion secondaire; on peut la négliger ici.

Nous négligerons aussi les altérations foliaires:

1° L'hypertrophie foliaire est le même phénomène que chez les attaques étendues (notamment que chez *Euphorbia Cyparissias* attaquée par *Uromyces Pisi*): forme plus trapue

(longueur moindre), épaissement, couleur pâle. L'épaississement est réalisé par gigantisme cellulaire (même nombre d'assises de parenchyme dans la feuille saine et dans la feuille attaquée). Le phénomène d'hypertrophie est localisé surtout au voisinage des masses mycéliennes en voie de sporulation ; on trouve, chez le Sapin comme chez l'Euphorbe, des feuilles dont le limbe partiellement envahi n'est aussi que partiellement hypertrophié. Il s'agit bien de la même altération dans les deux cas. Sans doute, l'hypertrophie généralisée des feuilles, avec raccourcissement du limbe, est-elle un effet fréquent des Rouilles qui occupent des rameaux entiers et fructifient dans les feuilles ? Toujours est-il que cette altération s'observe chez le Sapin comme chez les attaques étendues et ne constitue pas un caractère original du Balai de sorcière.

2° La caducité des feuilles est un phénomène d'importance secondaire, lié sans doute à l'épuisement du limbe par la sporulation : en effet, quand une feuille de Balai de sorcière se trouve accidentellement indemne de parasite, elle passe l'hiver. La caducité est donc un caractère tout à fait labile.

3° L'orientation des feuilles en tous sens autour de la tige est liée à la croissance verticale, comme on l'observe chez les pousses normales de cime du Sapin ; il suffira d'envisager ce caractère comme satellite de la verticalité de la tige.

Restent les altérations de la tige ; elles sont quatre ; polycladie, longueur variable des entre-nœuds, croissance verticale, hypertrophie. Les deux dernières sont primordiales, car la jeune pousse de Balai de sorcière sort hypertrophiée de son bourgeon et se dirige aussitôt vers le haut (Pl. III, phot. 9) ; au contraire, la ramification ne vient qu'après, en général dès la seconde année : aussi la longueur des entre-nœuds et la polycladie ne peuvent-elles être que des caractères du Balai un peu âgé ; il en sera fait une brève étude. Mais l'effort principal sera consacré aux deux altérations fondamentales, qui définissent le Balai de sorcière du Sapin : hypertrophie et croissance verticale.

POLYCLADIE ET IRRÉGULARITÉ DES ENTRE-NOEUDS.

La polycladie se présente, chez le Balai de sorcière du Sapin, sous deux aspects différents :

1^o Il y a une certaine polycladie à l'intérieur même du Balai de sorcière. On a vu qu'elle n'est pas très développée : chaque nœud porte en moyenne de deux à cinq rameaux ; or il en est à peu près de même chez les branches verticales saines du Sapin. Les rameaux issus de bourgeons adventifs sur les entre-nœuds sont fréquents chez le Balai de sorcière, mais guère plus que chez la branche normale. Au total, à peine peut-on dire qu'il s'agisse d'une anomalie.

L'irrégularité des entre-nœuds joue un rôle bien plus important que la polycladie, pour déterminer le port du Balai de sorcière : les entre-nœuds sont tantôt plus longs, tantôt plus courts que ceux du Sapin ; de plus, d'une année à l'autre, la longueur des entre-nœuds varie plus chez le Balai que chez le Sapin. L'irrégularité du port est accrue encore de ce fait que bien des entre-nœuds manquent totalement au Balai de sorcière ; des jeunes pousses, très sensibles à la gelée, meurent souvent au printemps ; il en résulte que le Balai a une croissance très inégale dans les diverses directions. Cette irrégularité de développement des parties est un des caractères par lesquels le port du Balai de sorcière s'éloigne de celui du Sapin et se rapproche de celui des Feuillus.

2^o La polycladie sur le Chaudron, c'est-à-dire à l'origine du Balai de sorcière, est beaucoup plus considérable que la polycladie à l'intérieur du Balai. Le Balai de sorcière naît d'un bourgeon adventif formé sur le Chaudron ; or le Chaudron est une zone favorable à la poussée de bourgeons adventifs ; il porte souvent un certain nombre de Balais de sorcière côte à côte. La photographie 10 (Pl. II) représente un Chaudron sur lequel végètent trois rameaux verticaux qui sont autant de Balais de sorcière ; c'est un aspect très fréquent. La photographie 11 (Pl. III) représente un cas extrême : le Chaudron, très développé, porte une multitude de pousses

dressées ; l'ensemble forme une touffe très serrée, qui rappelle beaucoup le Balai de sorcière du Genévrier Oxyèdre.

Ce phénomène de polycladie à la base est cause de la grande variété d'aspect du Balai de sorcière du Sapin : par sa présence, il détermine les formes buissonnantes ; au contraire, en son absence, la tige principale demeure isolée et forme un tronc : alors la ressemblance est avec un arbre et non pas avec un buisson.

Quelle qu'elle soit l'importance de la polycladie à la base pour le déterminisme du port du Balai de sorcière, on doit la considérer comme une propriété du Chaudron, et non comme une propriété du Balai : en effet celui-ci, qu'il pousse isolé ou en groupe, a toujours la même structure fondamentale (hypertrophie et croissance verticale). L'élément de Balai de sorcière est donc une pousse isolée (Pl. III, phot. 9). Il peut y avoir une touffe de Balais de sorcière ; cela ne dépend pas de chaque élément, mais de la prolificité du Chaudron.

La polycladie à la base n'appartient pas au Balai de sorcière.

CROISSANCE VERTICALE.

La croissance verticale est la propriété la plus frappante du Balai de sorcière : on la voit du premier coup d'œil ; elle ne passe inaperçue que dans les cas, assez rares, où c'est la cime même du Sapin qui se transforme en Balai de sorcière ; presque toujours le Balai se dresse sur une branche latérale, qui est horizontale. C'est cette direction anormale de la croissance qui donne au Balai de sorcière son autonomie et l'aspect d'un être étranger.

La tendance à croître vers le haut n'est pas à un égal degré propriété de tous les rameaux du Balai de sorcière : il faudra l'étudier successivement pour le tronc et pour les ramifications secondaires.

Croissance verticale au sortir du Chaudron. — La jeune

pousse issue du Chaudron se dirige vers le haut. La direction de croissance est en général très nette dès le début (Pl. III, phot. 9).

Il y a quelques irrégularités, qui s'expliquent par des dispositions anatomiques : quand le bourgeon se trouve sur le côté de la branche, la pousse de Balai qui en émane se dirige d'abord horizontalement, prolongeant l'axe du bourgeon ; mais, quand la pousse a gagné quelques centimètres, le redressement vers le haut commence. Quand le bourgeon se trouve sur la face inférieure du Chaudron, la croissance s'oriente d'abord vers le bas ; puis une flexion ramène l'organe à la direction normale. D'une façon générale, dans le tout jeune âge du Balai de sorcière, la croissance est encore hésitante : l'orientation, bien que franchement ascendante par rapport à la branche normale qui porte le Chaudron, fait pourtant un angle sensible avec la verticale (Pl. III, phot. 12), d'ailleurs irrégulièrement. Il semble parfois que la jeune pousse obéisse en même temps au géotropisme et au phototropisme : c'est fréquent, mais nullement constant, quand le Balai naît au voisinage du tronc du Sapin, c'est-à-dire dans l'ombre ; en revanche, quand l'attaque se porte sur le bourgeon terminal d'une branche latérale horizontale, les jeunes tiges qui en sortent jeunes Balais de sorcière montent droit vers le haut (Pl. II, phot. 13).

Avec l'âge, le Balai de sorcière précise son orientation : après trois ou quatre ans, celle-ci est souvent d'une verticalité parfaite ; vraisemblablement, sous l'influence de la cime qui monte, l'articulation du Balai sur le Chaudron croît encore tardivement, de manière à parfaire le redressement. Ainsi se constitue le *tronc* du Balai de sorcière : il en forme la partie essentiellement verticale.

Direction de croissance des ramifications du Balai. — Les ramifications qui émanent, non du Chaudron, mais d'une tige du Balai, ne participent pas, au moins au début, de la tendance du tronc à croître verticalement : un Balai, dans sa deuxième ou sa troisième année, porte des rameaux latéraux horizontaux (fig. 29). Ainsi, chez le Balai de sorcière comme

chez le Sapin, c'est une règle que les ramifications se placent en croix par rapport à la tige qui les porte.

Plus tard, cet état peut se maintenir ou faire place à un régime de croissance verticale de tous les rameaux : ainsi se forment des Balais de sorcière d'aspect très varié. On s'en rendra compte par la description de types extrêmes ;

a. Quand les rameaux latéraux restent horizontaux, on a



Fig. 29.—Branche latérale de Sapin portant un Balai de sorcière. (Hauteur totale : 18 cm.).

un Balai à *port de Sapin*. La photographie 8 (Pl. III) en donne un exemple : le tronc bien dressé porte à chaque nœud une garniture de branches horizontales, comme chez le Sapin lui-même. L'ensemble a l'aspect d'un arbre bien individualisé ; la hiérarchie est forte : la tige maîtresse a seule le droit de s'élever vers le haut.

b. Si les rameaux latéraux, après une brève croissance horizontale, prennent tous la direction verticale, ils deviennent parallèles entre eux et parallèles au tronc : on a l'aspect d'un « balai » au sens propre du mot. La photographie 14 (Pl. III) en représente un exemple : le parallélisme des tiges y est réalisé presque aussi parfaitement que dans la touffe de Balais croissant côte à côte sur un Chaudron (Pl. III, phot. 11) ; mais le résultat est atteint par générali-

sation de la croissance verticale, et non par polycladie primaire sur le Chaudron. Chez ces Balais, *en forme de balai*, la hiérarchie entre les parties est atténuée : la photographie 14 (Pl. III) montre que le tronc a un rival dans un rameau secondaire qui s'élève à côté de lui ; mais le fait essentiel, c'est l'orientation vers le haut des moindres pousses. Chacune se comporte vis-à-vis des tiges principales, comme le Balai lui-même par rapport à la branche saine ; chacune se développe selon sa propre loi, sans subir l'influence des autres.

La plupart des Balais de sorcière sont des types moyens entre les deux extrêmes qui viennent d'être décrits : leur aspect est intermédiaire entre le *port de Sapin* et la *forme de Balai*. Certaines branches latérales se dirigent horizontalement, tandis que d'autres se redressent ; l'ensemble est irrégulier. En cela, le port du Balai de sorcière ressemble à celui des Feuillus : la régularité géométrique du Sapin tient à la distinction parfaite de deux sortes de pousses, pousses de cime verticales, pousses latérales horizontales ; au contraire, la forme plus confuse des Feuillus et du Balai de sorcière a son origine dans la coexistence et le conflit de deux lois de croissance contradictoires : tendance des pousses latérales à s'orienter en croix par rapport au rameau qui les porte ; tendance individuelle de chaque pousse à se développer pour elle-même, vers le haut, au mépris des lois de position. Il faut noter pourtant une différence entre le Balai de sorcière et les Feuillus : chez ceux-ci, le conflit se dénoue d'une manière définie pour chaque espèce ; le port de l'arbre est un caractère spécifique ; chez le Balai de sorcière, par contre, l'issue du conflit est soumise à toutes sortes de variations individuelles, sans doute parce que le Balai de sorcière n'est pas une espèce proprement dite, mais une association peut-être quantitativement irrégulière de deux espèces.

Croissance verticale et disposition des feuilles ; comparaison du Balai de sorcière et de la cime du Sapin. — Les trois photographies 15 (Pl. II) représentent trois pousses de Sapin de l'année : une pousse latérale, une pousse de cime, une pousse de Balai de sorcière. La première se développe

horizontalement et a tous ses limbes foliaires dans le même plan ; les deux autres croissent verticalement, et leurs feuilles se dirigent, par rapport à l'axe de la jeune tige, dans les différents azimuts définis par la phyllotaxie.

La comparaison du Balai de sorcière avec la cime, fondée à la fois sur la direction de la croissance et sur la disposition foliaire, s'impose donc immédiatement à l'esprit. Elle a été tenue pour juste par DARWIN (1), par GEBEL (2), par KUSTER (3). A vrai dire, la ressemblance est tout à fait frappante, au moins dans le jeune âge : au début de juin, la jeune pousse de cime de l'année est à peu près identique à la pousse de même âge du Balai de sorcière ; la confusion est même inévitable à première vue, s'il s'agit d'une jeune cime naissant d'une branche latérale à la suite de la section de la flèche.

Pour juger de la valeur de cette comparaison, il faut analyser d'abord la différence entre les deux modes de disposition foliaire. La disposition axiale est suffisamment définie et ne prête à aucune autre remarque. Dans la disposition plane, les insertions foliaires sont normales, conformes à la même loi que dans la disposition axiale ; mais la base de chaque feuille subit une flexion qui ramène le limbe dans le plan de l'aplatissement général du rameau. La différence entre les deux dispositions consiste donc dans la présence d'une flexion des limbes chez les rameaux latéraux : c'est un caractère apparemment secondaire, ne tenant pas à la structure même de la tige, mais seulement au mode de déploiement des limbes.

On est tenté d'envisager une altération aussi superficielle comme une adaptation immédiate au mode d'éclairement : sous l'influence directe de la lumière, le limbe s'orienterait de manière à recevoir aussi normalement que possible les rayons du soleil. Il s'agirait d'une adaptation physiologique, liée non à la nature du rameau, mais à l'action prochaine d'un facteur écologique.

(1) DARWIN, *The power of movement in plants* (1880).

(2) « Une pousse ayant les propriétés d'une pousse de cime », disait GEBEL (1) à propos du Balai de sorcière.

(3) KUSTER (1), p. 268-269.

Dans cette hypothèse, les deux caractères communs à la cime et au Balai de sorcière ne sont pas indépendants : la croissance verticale est le seul caractère fondamental, donc au fond le seul caractère commun. De ce fait, la comparaison entre le Balai de sorcière et la cime perd beaucoup de son intérêt.

Mais l'interprétation physiologique, qui semblait s'imposer d'abord, n'est pas confirmée par les faits : les pousses latérales sortent du bourgeon avec une symétrie par rapport à un plan, les pousses de Balai et les pousses de cime avec une symétrie par rapport à un axe : la lumière n'a pas encore agi sur les limbes, que leur orientation est déjà indiquée. De plus, les tiges de Balai de sorcière conservent leur type de symétrie, même quand elles croissent horizontalement : c'est le cas des jeunes pousses sortant latéralement du Chaudron et qui se dirigent d'abord horizontalement avant de se redresser ; c'est le cas aussi de beaucoup de ramifications secondaires de Balai de sorcière, qui restent toujours horizontales (Pl. III, phot. 8). Dans aucun de ces cas, il n'y a trace de bilatéralité pour le feuillage. Donc la disposition foliaire n'est pas liée à l'orientation verticale ou horizontale de la tige dans l'espace ; elle n'est pas l'effet immédiat de la direction des rayons lumineux ; il faut la rapporter à une cause interne.

Ainsi les deux caractères associés chez le Balai de sorcière ne sont pas unis par un lien simple de cause à effet ; ils sont même relativement indépendants. C'est donc à juste titre que l'on remarque leur groupement, et cela donne beaucoup de profondeur à la comparaison faite entre le Balai de sorcière et la cime du Sapin.

Évidemment le rapport, qui s'avère si obscur, entre l'orientation de la tige et l'orientation de la feuille, aurait besoin d'être élucidé par une recherche nouvelle. Notons simplement qu'il se formulerait de manière assez juste dans les termes suivants : *le déploiement rayonné des feuilles est lié à une tendance de la tige à croître verticalement*. En effet, les rameaux secondaires du Balai de sorcière peuvent bien végéter horizontalement : la tendance au redressement y demeure néanmoins latente, souvent prompte à se réveiller. Mais cette remarque

n'aboutit encore qu'à reculer le problème : liée à une tendance de croissance de la tige, antérieure à sa croissance effective, la disposition foliaire doit être sous la dépendance directe de la même cause profonde qui détermine aussi l'orientation de la tige. On ne peut en affirmer davantage actuellement.

HYPERTROPHIE DU BALAI DE SORCIÈRE ET DU CHAUDRON.

Le Chaudron est un épaississement de la branche du Sapin ; il n'est pas autre chose que cela : pour le Chaudron, le problème de l'hypertrophie est donc le problème unique.

Le Balai de sorcière est une altération complexe, comportant notamment l'épaississement des rameaux par rapport à la normale. Il faut préciser quel est le rameau qui est envisagé comme normal. Dans une première étude, c'est la pousse latérale de Sapin qui sera considérée comme telle et servira de terme de comparaison : cette méthode est naturelle, car, dans la plupart des cas, le Balai de sorcière se développe sur une branche latérale. Ensuite il faudra aussi comparer la tige de Balai à la tige de cime.

Comparaison du Chaudron et du Balai de sorcière avec la pousse latérale du Sapin. — Voici d'abord quelques données concernant l'épaisseur générale des organes.

Le Chaudron s'observe sur les branches les plus dissimilables, depuis la pousse d'un an jusqu'au tronc le plus âgé ; son épaisseur, en relation avec celle de son support, varie donc dans des limites étendues : on trouve communément des Chaudrons dont le diamètre n'atteint qu'un demi-centimètre, tandis que, pour d'autres, communs également, il en mesure 30 ou 40. Les dimensions absolues n'ont donc pas grande signification pour caractériser le Chaudron.

L'épaississement relatif (rapport de l'accroissement d'épaisseur à l'épaisseur normale de l'organe) est très variable aussi : la figure 30*a* représente la coupe d'un Chaudron de 5 millimètres de diamètre, sur une branche de 2 millimètres ; l'épaississement relatif est donc de 150 p. 100 ; la figure 30*b*

représente un renflement beaucoup plus accusé : l'épaississement relatif est de 300 p. 100. Cette notion mesure en quelque sorte le *degré de difformité* du Chaudron. La difformité se développe avec l'âge du Chaudron, mais elle peut s'effacer ensuite, si la croissance des tissus envahis se ralentit, pendant que la tige saine poursuit son développement normal : de fait, sur un tronc âgé, le Chaudron est volumineux, mais la difformité est faible. Ainsi la



Fig. 30. — Coupes sagittales de Chaudrons (grandeur nature).

la difformité, ou épaississement relatif, est très variable, et sans rapport simple avec l'âge.

Il y a plus de constance chez le Balai de sorcière que chez le Chaudron : une pousse d'âge donné a

une épaisseur relativement déterminée. Voici quelques observations faites sur les jeunes pousses de l'année : des pousses de Balai ont donné, comparativement à de jeunes pousses latérales saines prises dans les mêmes conditions, les mesures suivantes pour le diamètre de la tige sous le bourgeon terminal :

	Pousse de Balai.	Pousse latérale saine.
Au début de juin.....	1 ^{mm} ,70	1 ^{mm} ,10
	2 ^{mm} ,50 et 2 ^{mm} ,00	1 ^{mm} ,15
	2 ^{mm} ,30	1 ^{mm} ,20
Fin juillet et août	4 ^{mm} ,00	3 ^{mm} ,00
	5 ^{mm} ,00	2 ^{mm} ,50

La marge de variabilité n'est guère plus importante pour la pousse du Balai que pour la pousse normale : le Balai de sorcière est un être défini. Quant à l'épaississement relatif (du Balai par rapport à la normale), il varie entre 30 p. 100 et 100 p. 100.

L'hypertrophie du Balai de sorcière est tout à fait précoce : déjà le bourgeon est beaucoup plus volumineux que sur la pousse latérale indemne ; l'augmentation d'épaisseur atteint souvent 100 p. 100 (proportion indiquée par les coupes de la figure 31) ; elle peut varier, comme celle de la tige

sous le bourgeon, mais elle a tendance à être plus élevée : c'est donc au début que l'hypertrophie est maxima ; plus tard, le rameau du Sapin et celui du Balai de sorcière tendent à s'uniformiser quelque peu.

En résumé, l'hypertrophie (par comparaison avec le rameau latéral) a une importance très variable chez le Chaudron ;



Fig. 31. — Coupes-sagittales de bourgeons du Sapin. — a, pousse latérale normale ; b, pousse de Balai.

elle est plus régulière chez le Balai de sorcière, elle est très remarquable sur le bourgeon.

Quelles sont les parties anatomiques de la tige, intervenant dans le phénomène d'hypertrophie ? Des indications générales seront données d'abord par la mesure du rapport de l'écorce au cylindre central. Voici des valeurs moyennes du rapport E/C (rapport de l'épaisseur de l'écorce au rayon du cylindre central) :

	Balai de sorcière.	Branche latérale du Sapin.
Pousse de deux mois { au contact du bourgeon .	2,00	2,00
à la base	1,30	1,10
— d'un an	1,00	0,70
— de deux ans.....	0,70	0,40
— de trois ans	0,50	0,25

Interprétons ces chiffres : chez la tige normale, l'écorce qui représente dans le jeune âge une proportion considérable de la tige perd ensuite de l'importance au profit du cylindre central ; on sait d'ailleurs qu'une branche âgée est faite essentiellement de bois, avec un mince revêtement d'écorce ; ainsi le rapport E/C baisse beaucoup avec l'âge.

La même loi vaut pour le Balai de sorcière : l'écorce est énorme dans le bourgeon ; sur la branche âgée, elle n'est plus qu'un revêtement. Là aussi, le rapport E/C baisse.

La différence entre l'organe indemne et l'organe attaqué consiste en ce que la baisse est moins forte pour le Balai de sorcière que pour la branche normale : l'écorce garde une importance relative plus grande (valeur de E/C après trois ans : 0,5 pour le Balai ; 0,25 pour le Sapin). On doit en conclure que l'hypertrophie a une signification un peu différente selon l'âge : chez le bourgeon et la partie terminale de la tige, c'est un gonflement uniforme de tous les tissus (le rapport E/C a la même valeur chez le Balai de sorcière et chez la pousse indemne) ; dans l'organe plus âgé, l'hypertrophie demeure un gonflement général, mais avec un développement relatif de plus en plus grand dans l'écorce. Dès lors, il y a difformité de structure (perturbation du rapport E/C).

Dans le Chaudron, la mesure du rapport E/C indique une valeur plus élevée que sur la partie voisine, saine, de la même branche ; les chiffres suivants concernent des rameaux âgés de plusieurs années :

	Chaudron.	Témoin.
$E/C =$	0,45	0,29
	0,60	0,14
	0,74	0,39
	1,00	0,33
	1,25	0,24
	1,80	0,20

On voit que la comparaison avec les témoins est toujours concluante : la proportion entre l'écorce et le cylindre central est modifiée très nettement en faveur de l'écorce. Mais la valeur absolue du rapport E/C est pourtant très variable chez le Chaudron : du simple au quadruple dans le tableau pré-

cèdent ; et on trouve des variations plus étendues encore, si l'on envisage les Chaudrons sur tronc âgé, pour lesquels le rapport E/C peut s'abaisser bien davantage [jusqu'à 0,45 d'après les mesures de MER (1)].

On conçoit la loi de cette variabilité, en remarquant qu'au cours de la vie du Chaudron le rapport E/C doit passer par un maximum : dans une première phase, il s'élève : le Chaudron se constitue par un phénomène d'hypertrophie qui intéresse surtout l'écorce. Mais, pendant ce temps, le bois s'hypertrophie aussi, quoique plus lentement : il y aura un maximum du rapport E/C, parce que l'hypertrophie faible du bois est définitive, tandis que l'hypertrophie active de l'écorce est passagère, réduite sans cesse par écrasement et par exfoliation : le bois tend à rattraper son retard ; ainsi il limite l'élévation du rapport cortico-ligneux ; puis il en provoque l'abaissement : c'est la seconde phase ; de fait, les Chaudrons âgés sont de plus en plus riches en bois, ils forment des loupes de tissu nouveau et serré.

Dans le jeune âge, l'hypertrophie du Chaudron, analogue à celle du Balai de sorcière, est en continuité avec elle : dans le cas du Balai terminant une branche latérale (Pl. II, phot. 13), il n'y a aucune limite définie entre le Chaudron et le Balai (fig. 32). L'hypertrophie est essentiellement le même phénomène dans le Balai de sorcière et dans le Chaudron.

En résumé, on peut présenter de la manière suivante l'ensemble des résultats fournis par la mesure du rapport de l'écorce au cylindre central : 1° dans tout le Balai de sorcière et dans le Chaudron, l'hypertrophie est générale, c'est-à-dire intéresse tous les tissus ; 2° elle est générale, sans plus, dans le bourgeon, qui s'enfle en restant semblable au bourgeon témoin ; 3° elle est surtout corticale dans le rameau du Balai de sorcière ; 4° elle est essentiellement corticale dans le

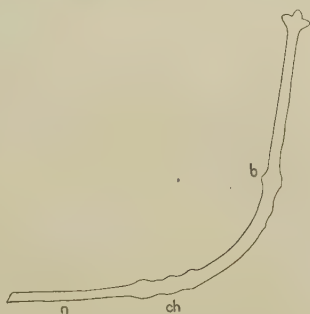


Fig. 32. — Coupe sagittale d'une branche latérale de Sapin terminée en Balai de sorcière. — n, rameau normal ; ch, Chaudron ; b, Balai de sorcière (deux entre-nœuds). — 1/2 gr. nat.

Chaudron, dont l'épaississement ligneux n'est très apparent, sur le tard, qu'à la faveur de phénomènes secondaires.

Ces conclusions sont confirmées et complétées par l'étude microscopique. La figure 34*c* représente le détail d'un secteur de la coupe du Balai (pousse d'un mois, région supérieure) ;

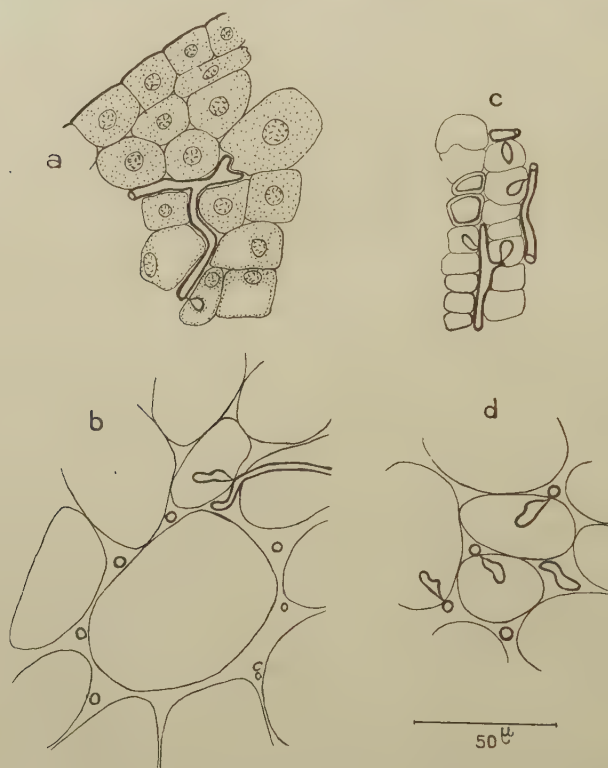


Fig. 33. — Balai de sorcière du Sapin. Mycélium dans le bourgeon : *a*, parmi les cellules jeunes, encore non vacuolisées, voisines du point végétatif ; *b*, dans le parenchyme cortical ; *c*, dans les cellules cambiales, au contact des vaisseaux du bois ; *d*, dans la moelle.

la figure 34*a* représente le témoin indemne (pousse latérale, même âge). La comparaison des deux figures montre une hypertrophie réalisée surtout par gigantisme cellulaire (éléments parenchymateux dont la grande dimension atteint 50 μ , au lieu de 30 à 40 dans l'organe normal). On peut observer que les tissus différenciés ne sont pas qualitativement altérés : le collenchyme externe, le sclérenchyme médullaire,

les canaux sécréteurs ont les mêmes caractères chez le Balai de sorcière et chez le Sapin normal; l'appareil vasculaire a le même développement.

L'examen microscopique révèle aussi le détail de l'invasion mycélienne ; dans l'axe du bourgeon de Balai de sorcière, le mycélium se trouve partout : la figure 33 le montre dans l'écorce, parmi les vaisseaux, dans la moelle. On rencontre des hyphes assez minces à peu près dans tous les méats; ils envoient des suçoirs dans les cellules voisines. Si l'on descend vers des parties plus âgées de la tige du Balai, on voit le mycélium se localiser de plus en plus dans l'écorce ; on en trouve peu dans l'appareil vasculaire et dans la moelle. Il en est de même du Chaudron : là aussi le mycélium est abondant dans l'écorce, bien plus rare dans le cylindre central.

Rapports entre l'extension du mycélium et l'extension de l'hypertrophie : la notion de localisation de l'hypertrophie au contact du mycélium s'impose surtout pour le Chaudron ; la limite d'extension du mycélium coïncide avec la limite d'extension de l'hypertrophie. Le Chaudron est une hypertrophie locale : il suit la loi des hypertrophies locales.

La même loi se vérifie pour les Balais de sorcière : DE BARY (1) notait déjà l'existence de rameaux affranchis du parasite, revenant à la structure normale ; c'est un fait très commun.

Peut-être doit-on expliquer par les mêmes principes l'extension transversale de l'hypertrophie : dans le bourgeon, l'hypertrophie homogène coïncide avec une infestation homogène ; dans la tige du Balai de sorcière, comme dans le Chaudron, l'hypertrophie et l'infestation se localisent dans l'écorce. Toutefois cette explication par le détail du développement mycélien n'est pas la seule possible : l'apparition d'un anneau ligneux continu doit contribuer à refouler l'hypertrophie dans l'écorce, en l'empêchant de s'irradier à travers les rayons médullaires jusqu'à la moelle.

Ainsi, dans le Balai de sorcière et dans le Chaudron du Sapin comme dans toutes les hypertrophies étudiées précédemment, l'épaississement accompagne le parasite. A propos

de certaines de ces hypertrophies, on pouvait se demander si l'épaississement est en rapport avec le mycélium végétatif ou avec le mycélium fructifiant ; ici le problème est immédiatement résolu : le mycélium qui épaissit le Chaudron ou la tige du Balai de sorcière ne fructifie jamais ; les spores ne se

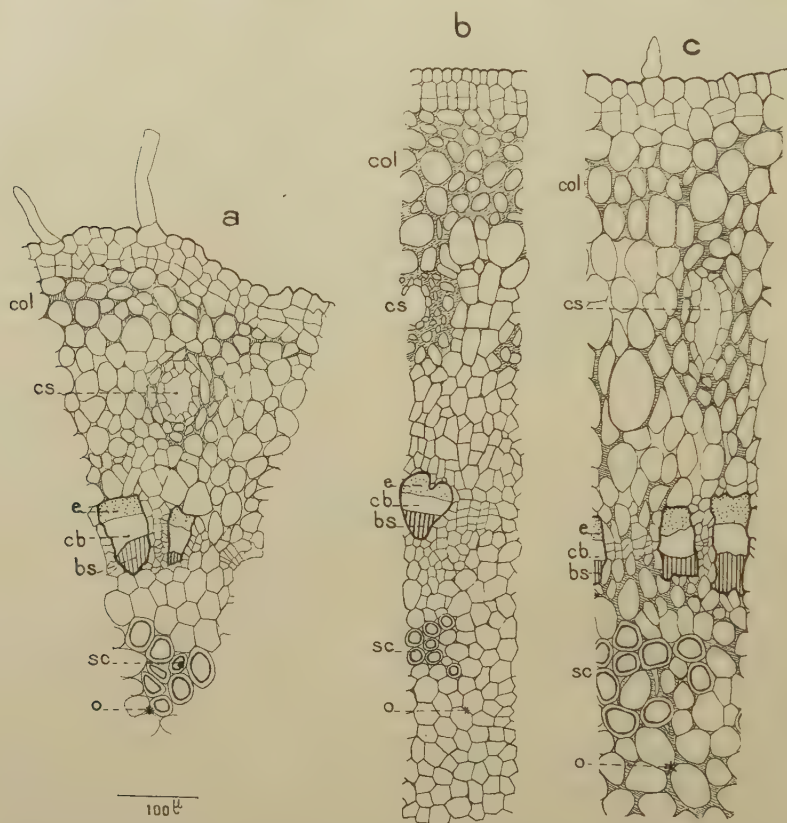


Fig. 34. — Coupes transversales de jeunes tiges de Sapin (près du bourgeon). — a, pousse latérale ; b, pousse de cime ; c, pousse de Balai de sorcière (col, collenchyme ; cs, canal sécréteur ; e, liber ; cb, cambium ; bs, bois ; sc, sclérenchyme ; o, centre de la coupe).

forment que dans les feuilles. Le mycélium végétatif est donc seul en cause : il est par lui-même hypertrophiant.

Comparaison du Balai de sorcière avec la pousse de cime du Sapin. — Vertical comme une cime, le Balai de sorcière est aussi épaissi comme elle. Les dimensions des organes sont en moyenne les suivantes :

	Diamètre un peu sous le bourgeon.		
	du Balai.	de la cime.	de la pousse latérale.
Début de juin	2 mm	2 mm	1 mm, 2
Juillet-août	4 à 5 mm	3 à 6 mm	2 à 3 mm

Ainsi la pousse de Balai a environ la même épaisseur que la pousse de cime ; le degré d'hypertrophie par rapport à la pousse latérale est le même.

De plus, l'hypertrophie de la cime est précoce comme celle du Balai de sorcière : le bourgeon est aussi volumineux dans les deux cas (Cf. Pl. II, phot. 15).

La mesure du rapport de l'écorce au cylindre central préciserait la signification de l'hypertrophie de la cime :

$$E/C = \dots \begin{cases} 2,0 \text{ immédiatement sous le bourgeon terminal, en juillet.} \\ 0,7 \text{ à la base de la jeune pousse de l'année, âgée de deux mois.} \\ 0,3 \text{ dans l'entre-nœud de l'année précédente.} \\ 0,2 \text{ dans l'entre-nœud âgé de deux ans.} \\ 0,1 \text{ dans l'entre-nœud âgé de trois ans.} \end{cases}$$

En comparant ces chiffres à ceux obtenus pour la pousse latérale (p. 73), on constate que le rapport E/C, partant de la même valeur initiale, décroît avec l'âge chez les deux sortes de pousses normales du Sapin. Mais la décroissance est plus rapide chez la cime que chez la branche latérale : cela traduit le fait que le bois acquiert vite une robustesse exceptionnelle dans la tige principale de l'arbre.

Comparant ensuite les chiffres obtenus pour la cime à ceux obtenus pour le Balai de sorcière (p. 73), on constate que la valeur initiale du rapport E/C est encore la même pour les deux organes, mais qu'ensuite le contraste s'accuse de plus en plus : le rapport E/C baisse très vite chez la cime, très lentement chez le Balai de sorcière.

En d'autres termes : 1° dans le jeune âge : les trois pousses (latérale, terminale, Balai) sont qualitativement comparables (même valeur du rapport E/C) ; mais, par le caractère hypertrophique des tissus, le Balai de sorcière et la cime, tout à fait semblables entre eux, s'opposent à la pousse latérale ;

2° Au cours des premières années de croissance, la pousse terminale, par sa vigueur exceptionnelle, demeure profondément distincte de la pousse latérale ; mais le Balai de sorcière, par la localisation corticale de son hypertrophie, se sépare maintenant de la cime, à laquelle il ressemblera de moins en moins.

Ainsi les deux organes hypertrophiés sont comparables dans le jeune âge, mais dans le jeune âge seulement.

A vrai dire, des observations grossières pouvaient faire prévoir ce résultat : on confond souvent un jeune Balai de sorcière avec une jeune cime (au début de juin, les pousses de l'année sont encore tout à fait semblables) ; plus tard, on ne commet plus la confusion : au fort de l'été, les feuilles de la cime atteignent la longueur des feuilles adultes, tandis que les feuilles du Balai restent courtes et trapues (Pl. II, phot. 15) ; en même temps, la cime devient plus résistante que le Balai, et on se l'explique maintenant, sachant l'hypertrophie générale chez celle-là, tandis que chez celui-ci elle favorise l'écorce au détriment de l'appareil de soutien. Enfin, après un an, l'opposition s'accroît encore entre les deux tiges hypertrophiées, et toute confusion est exclue : les ramifications de la cime sont horizontales et ont leurs feuilles dans un plan, tandis que les ramifications même horizontales du Balai de sorcière portent les feuilles orientées en tous sens.

Ainsi l'observation la plus élémentaire est d'accord avec la méthode des mensurations, pour limiter au jeune âge la portée de la comparaison entre le Balai de sorcière et la cime. Du moins, à cet âge, la comparaison est pleinement légitime : l'examen microscopique va le montrer.

La figure 34 *b* représente un secteur de la coupe d'une jeune cime née d'une branche latérale (après section de la flèche) ; la coupe est faite au voisinage du bourgeon terminal, au début de juin. On doit la comparer aux coupes déjà décrites de la jeune pousse latérale (fig. 34 *a*) et du jeune Balai de sorcière (fig. 34 *c*). La pousse latérale servant de témoin, la cime et le Balai montrent une égale hypertrophie, réalisée d'ailleurs dans le cas présent surtout par hyperplasie. Tandis que

les parenchymes sont considérablement accrus, les tissus différenciés (épiderme, appareils conducteur et sécréteur, collenchyme de l'écorce et sclérenchyme de la moelle) ne paraissent pas plus altérés chez la jeune cime que chez le jeune Balai.

CONCLUSION.

La longue étude qui vient d'être faite du Balai de sorcière du Sapin aboutit à quelques résultats, qu'il sera utile de grouper.

Au premier abord, le Balai de sorcière apparaît comme un être autonome, une espèce nouvelle par rapport au Sapin qui le porte : toutes ses parties, tiges, feuilles, bourgeons, sont différentes ; la disposition des parties est spéciale elle aussi, en particulier les relations entre les branches de divers ordres ne suivent pas les lois géométriques en vigueur chez le Sapin : par l'irrégularité du nombre des rameaux, par l'irrégularité de la longueur des entre-nœuds, surtout par l'irrégularité de la direction de croissance des rameaux secondaires (tantôt horizontaux, tantôt verticaux), le port du Balai de sorcière rappelle celui des *Feuillus* et s'éloigne du port normal du Sapin. Enfin, déjà très original par lui-même, le Balai de sorcière apparaît encore d'autant plus autonome qu'il s'insère sur son support à la manière d'un parasite étranger, vertical, ignorant des lois de position qui régissent l'ordonnance du Sapin.

Ainsi, de même que, chez certains hybrides, on voit des bourgeons revenir au type de l'un des parents, de même on voit chez le Sapin des bourgeons spéciaux manifester des potentialités nouvelles, qui mériteraient de constituer un type spécifique indépendant. Le Balai de sorcière a vraiment l'apparence d'une « mutation de bourgeon » : l'action du parasite se présente à première vue comme une perturbation locale, mais profonde, du patrimoine de l'espèce.

Pourtant, bien vite, certains caractères apparaissent, qui permettent de rapprocher le Balai de sorcière d'altérations

plus simples : l'hypertrophie de la feuille est ici le même phénomène que dans les *attaques étendues* ; l'hypertrophie du Chaudron est une forme d'*hypertrophie localisée*. — De plus, certains caractères sont secondaires, venant avec l'âge : on peut les envisager comme des répercussions ultérieures et ne pas les compter dans le patrimoine initial du bourgeon attaqué ; ce sont les traits qui définissent le port de l'ensemble du Balai.

Ainsi la notion de Balai de sorcière se simplifie : c'est un rameau hypertrophié, vertical, portant des feuilles sur tout le pourtour. Plus simple, le phénomène apparaît aussi comme moins spécifique : même, le tout jeune Balai est identique à la toute jeune cime du Sapin ; l'étude morphologique et l'étude anatomique justifient cette comparaison.

Enfin l'analyse précise de l'hypertrophie la montre semblable à ce qu'elle est chez les autres altérations. Comme celles-ci, le Balai de sorcière est une déformation localisée au domaine envahi : un rameau affranchi du parasite reprend les caractères normaux du Sapin. Le Balai de sorcière ne résulte donc pas d'une perturbation infligée une fois pour toutes au bourgeon ; il traduit dans toute son étendue l'action prochaine, locale, du mycélium parasite.

Ainsi le Balai de sorcière et le Chaudron sont exactement comparables : chez celui-ci, l'hypertrophie se porte sur un organe âgé, elle n'entraîne pas d'autre conséquence ; chez celui-là, l'hypertrophie atteint le bourgeon, elle s'accompagne de croissance verticale. Cette observation suggère une hypothèse provisoire : *l'hypertrophie d'un bourgeon modifie son tropisme de croissance*.

Moyennant cette hypothèse, le Balai de sorcière n'est pas une mutation de bourgeon, pas même une perturbation complexe et spécifique : c'est simplement une *hypertrophie locale affectant le bourgeon*. Les autres caractères n'en sont que des conséquences.

Le Balai de sorcière de l'Airelle.

Pucciniastrum Göppertianum (Kühn) Kleb. (forme à téléospores) vit sur les tiges de l'Airelle rouge (*Vaccinium Vitis-Idæa* L.) et les déforme de façon curieuse. Les observations de HARTIG (1), les descriptions classiques de FRANK (1) ont bien fait connaître les détails de cette altération. L'étude en sera reprise ici (1) dans le but de permettre un rapprochement avec les Balais de sorcière décrits plus haut.

Le matériel utilisé provient de deux localités des Vosges lorraines, entre la vallée de Celles et Badonviller (Meurthe-et-Moselle).

La comparaison des figures 35 et 36, dont la première représente une touffe d'Airelle saine et la seconde une touffe d'Airelle attaquée, fera connaître assez bien la nature de la déformation : les rameaux envahis sont très épais, raides, dressés vers le haut ; ils portent des feuilles rudimentaires et ne fleurissent pas ; souvent ils poussent en nombre, côte à côte (fig. 36). Au début de l'été, ces rameaux sont roses ; à la fin de la saison, ils sont bruns : ce changement de couleur traduit la maturation des téléospores, qui couvrent toute la surface de la tige d'un revêtement continu, intra-épidermique.

Cette altération est souvent qualifiée de Balai de sorcière (2) ; mais ce terme peut ne pas impliquer autre chose que l'idée d'une anomalie de la ramification. A vrai dire, dans bien des cas, l'Airelle déformée peut être comparée à un balai au sens propre du mot, car c'est souvent une touffe de rameaux parallèles (fig. 36 et 38). Donc, si l'on remonte au sens primitif de l'expression *Balai de sorcière*, elle s'applique au cas de l'Airelle. Néanmoins, ce n'est pas

(1) Analyse de l'hypertrophie et de l'extension mycélienne, examen critique de la croissance verticale, description des cas de localisation de l'attaque, tels sont les seuls apports documentaires nouveaux du présent travail.

(2) DIETEL (1).

pour cette raison que la déformation de l'Airelle est étudiée ici : le rapprochement avec le Balai de sorcière du Sapin



Fig. 35. — Rameau d'Airelle
(aux deux tiers de la grandeur naturelle).



Fig. 36. — Balai de
sorcière de l'Airelle ($1 \times \frac{2}{3}$).

s'inspirera de caractères différents et conduira à une autre notion du Balai de sorcière.

Chez la déformation de l'Airelle comme chez celle du Sapin, on peut distinguer des caractères d'importance différente : la *castration parasitaire* est le type de la répercussion secondaire; il en est de même sans doute des altérations foliaires,

faibles d'ailleurs; et se ramenant à une *atrophie des limbes*; en effet, on ne peut les rapporter à l'action directe du parasite, qui est localisé dans la tige. Pour la *polycladie*, la même conclusion est valable; car, bien avant que les rameaux se soient multipliés en nombre, ils ont déjà leur structure anormale. Le nombre est donc secondaire; il l'est d'autant plus sûrement qu'il est très inconstant: souvent il n'y a aucune polycladie (fig. 41 et 43). Restent deux altérations qui sont fondamentales: l'*hypertrophie* et la *croissance verticale*. Elles sont toujours présentes. Nous verrons qu'elles permettent de reconnaître dès le jeune âge la pousse altérée: elles sont seules primitives.

Hypertrophie. — La tige seule est hypertrophiée, et seule la tige dressée: à la différence du Sapin, il n'y a ni hypertrophie foliaire, ni hypertrophie locale d'une tige extérieure au Balai de sorcière (comme le Chaudron du Sapin).

L'hypertrophie est très volumineuse; elle apparaît à l'observation grossière. Ainsi, dans un cas moyen où la tige saine a un diamètre de 0^{mm},9 et la tige attaquée un diamètre de 2 millimètres, on voit que l'épaississement relatif dépasse 100 p. 100.

L'hypertrophie n'intéresse pas également toutes les parties de la tige; le tableau suivant montre que l'hypertrophie est presque exclusivement corticale:

	Rameau sain.	Rameau attaqué.	Augmentation.
Rayon du cylindre central.....	0 ^{mm} ,29	0 ^{mm} ,40	38 p. 100.
Épaisseur de l'écorce	0 ^{mm} ,16	0 ^{mm} ,60	275 —
Rapport cortico-ligneux(1).....	0,55	1,50	

On voit que ce dernier rapport s'élève beaucoup sous l'influence du parasite.

Les figures 37 *a* et 37 *b* font connaître le détail anatomique de l'hypertrophie: les cellules de l'écorce envahie ont une dimension moyenne de 55 à 60 μ ; dans l'écorce indemne, quelques grandes cellules atteignent 50 μ , mais la taille

(1) De l'épaisseur de l'écorce au rayon du cylindre central.

moyenne n'est que de 25 μ . Le gigantisme est donc très prononcé. Il y a aussi de l'hyperplasie : on trouve, entre l'épiderme et les fibres péricycliques, l'épaisseur de 8 cellules dans l'écorce normale, de 12 cellules dans l'écorce hypertrophiée. On peut noter encore un autre caractère : dans l'écorce saine, le contraste est très fort entre les grandes et les petites

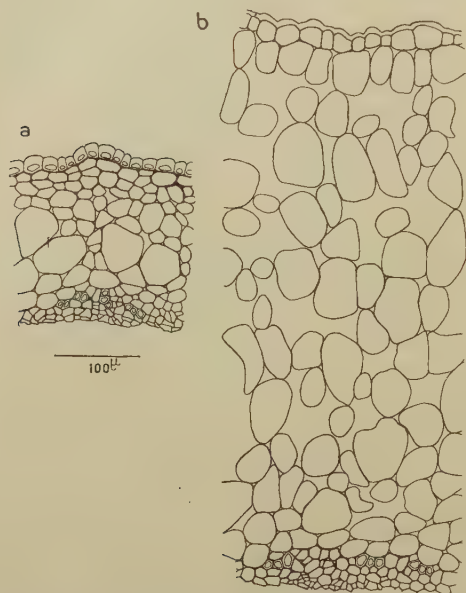


Fig. 37. — Coupe de la tige de l'Airelle (épiderme, écorce, zone péricyclique avec fibres). — a, rameau normal ; b, rameau de Balai de sorcière.

cellules du parenchyme ; dans l'écorce parasitée, cette différenciation s'efface, le parenchyme est homogène : l'hypertrophie uniformise la structure.

Le cylindre central subit aussi une certaine hypertrophie, comme l'indiquent les chiffres donnés ci-dessus ; mais sa structure ne présente pas d'anomalie : les différenciations y sont aussi accusées que dans la tige indemne ; même les fibres péricycliques subissent une lignification aussi pro-

fonde. L'écorce est pathologique, le cylindre central est normal.

L'hypertrophie de la tige est précoce : la jeune pousse s'épaissit rapidement après sa sortie du bourgeon (Pl. IV, phot. 16).

L'hypertrophie est liée à la présence du mycélium : celui-ci se trouve dans toute l'écorce ; il abonde dans le parenchyme ; comme l'hypertrophie, l'invasion mycélienne est précoce ; elle se répand à partir du bourgeon. Au cours de l'été, on voit le mycélium se rassembler sous l'épiderme ; à la fin de l'été, les téleutospores se forment dans les cellules épidermiques, sur toute la surface de la tige.

L'hypertrophie, étant corticale, coïncide donc avec l'exten-

sion transversale du mycélium ; mais elle est aussi d'accord avec son extension longitudinale : souvent le sommet de la tige s'affranchit du parasite au cours de l'été, et alors la tête indemne ne montre plus aucune hypertrophie.

Le problème de l'origine de l'hypertrophie se pose ici comme dans tous les cas étudiés plus haut : l'hypertrophie est-elle le fait du mycélium végétatif ou du mycélium en voie de fructification ? On peut critiquer la position de la question en disant qu'il n'y a pas chez l'Airelle de distinction entre le mycélium végétatif et le mycélium fructifiant : la sporulation se produit sur toute l'étendue de la tige ; tout le mycélium doit y être intéressé ; il n'y a donc que du mycélium sporifère. Pourtant il faut noter que l'hypertrophie se développe dès le début de l'été (juin), tandis que les spores n'apparaissent guère qu'en août : donc l'hypertrophie est sûrement indépendante des phénomènes chimiques ou biologiques de la sporulation.

Croissance verticale. — Les rameaux altérés se dressent verticalement (fig. 36, 38, 43). Ce mode de croissance est général : on l'observe quand le rameau déformé termine la tige principale (fig. 41), et cela ne surprend pas ; on l'observe quand il se détache sur le côté d'une tige dont le point végétatif a été perdu (fig. 43), et cela ne surprend pas davantage ; on l'observe enfin quand le rameau parasite pousse sur le côté d'une tige en pleine croissance (fig. 38), et, dans ce cas, le phénomène présente tout son intérêt.

Il faut définir la croissance verticale *en tant qu'anomalie* : chez le Sapin, c'était facile, car le Balai de sorcière issu d'une branche latérale devait, par position, se diriger horizontalement ; l'anomalie consistait donc dans une rotation de 90°. Ici, la définition est moins aisée, car l'architecture de l'Airelle



Fig. 38. — Balai de sorcière de l'Airelle ($1 \times \frac{2}{3}$).

n'a pas par elle-même la rigueur géométrique de celle du Sapin : la structure anormale est définie, la structure normale l'est moins ; l'action propre du parasite est donc assez indécise. Voici toutefois ce que l'on peut affirmer : un rameau

latéral sain fait avec la tige principale de l'Airelle un angle variant entre 20° et 40° ; un rameau déformé fait avec la tige principale un angle nul (du moins quand la tige principale est elle-même verticale). Il y a donc un déplacement angulaire fort appréciable.

La croissance verticale est précoce : la figure 38, la photographie 16 (Pl. IV) montrent de toutes jeunes pousses déjà parfaitement dressées ; il s'agit d'une propriété du méristème terminal ; elle apparaît avec lui.

L'analyse des deux caractères fondamentaux amène à définir l'élément de Balai de sorcière : *un rameau vertical, hypertrophié dès le jeune âge*. L'intérêt que présente la déformation de l'Airelle, c'est de faire connaître cet élément à l'état isolé, beaucoup plus indépendant que dans le Balai de sorcière complexe du Sapin.

L'élément de Balai de sorcière apparaît de manière intéressante dans un aspect que revêt souvent l'altération : la chaîne alternée de zones hypertrophiées et de zones normales ; la figure 39 montre, de bas en haut, trois zones normales, comprenant entre elles deux zones d'hypertrophie ; il arrive que la chaîne comprenne un plus grand nombre d'éléments encore. HARTIG (1) a expliqué cette formation

de la manière suivante : la tige pousse hypertrophiée et verticale pendant la première partie de l'été ; mais la croissance de la tige est plus rapide que celle du mycélium : celui-ci reste en arrière ; la tige émancipée reprend l'épaisseur normale dans sa partie la plus jeune ; mais, en hiver, le mycélium regagne son retard en cheminant



Fig. 39. — Balai de sorcière de l'Airelle $1 \times 2/3$.

dans la cime affranchie, qu'il ne peut plus déformer ; il atteint le point végétatif, et la croissance des deux êtres repart au printemps : la tige est de nouveau hypertrophiée ; puis vient, à la fin de l'été, une seconde phase d'émancipation, et ainsi de suite. D'après HARTIG, tout le cycle peut même s'accomplir au cours d'une saison. D'ailleurs, on observe d'une manière constante, au cours de l'année, la tendance à l'émancipation de la cime : la figure 38 montre un aspect très fréquent vers la fin de l'été, les tiges épaissies s'effilent en pointe au sommet.

Ainsi se constitue une série de Balais de sorcière élémentaires, disposés l'un à la suite de l'autre, bien distincts grâce aux zones normales qui les séparent.

L'affranchissement de la cime en été se manifeste souvent par une limite supérieure très nette de l'hypertrophie (fig. 40). Sous cet aspect, l'altération n'a plus grand'chose de commun avec un Balai de sorcière : elle se présente simplement comme une hypertrophie assez étendue de la tige ; en effet, la croissance n'est plus sous l'influence du parasite, puisque la partie la plus jeune est émancipée ; l'hypertrophie elle-même n'est plus associée à la naissance des tissus nouveaux : elle ne se poursuit que comme l'excès secondaire de croissance de tissus déjà âgés ; en effet, elle continue à épaissir la partie inférieure de la tige ; et, vers le haut, elle la renfle en bourrelet (fig. 40). Dès lors, l'altération ressemble aux hypertrophies localisées : car elle est locale, uniquement hypertrophique, sans rapport avec la vie de l'ensemble du rameau.

La limite d'une hypertrophie à *Pucciniastrum Göppertianum* est irrégulière comme celle d'une hypertrophie localisée : à la base, l'épaississement descend selon certaines génératrices



Fig. 40. — Balai de sorcière de l'Airelle
1 × 2/3.

de la tige, tandis que, sur d'autres génératrices, la structure normale remonte (fig. 41) ; la différence de niveau peut dépasser 1 centimètre ; cette particularité est extrêmement



Fig. 41. — Balai de sorcière de l'Airelle 1 $\times$ 2/3.

fréquente. Au sommet, la limite entre la zone épaissie et la cime émancipée n'est pas horizontale non plus : cela indique que l'arrêt de croissance du mycélium ne s'est pas produit au même niveau sur toute la périphérie de la tige. Dans les deux régions (base et sommet de la zone épaissie), on observe donc très souvent la coupe transversale représentée par la figure 42 : structure normale d'un côté, hypertrophique de l'autre ; c'est le schéma d'une *hypertrophie localisée*, difformité irrégulière de la tige : ainsi *Puccinia Menthæ*, espèce locale qui s'attaque le plus souvent à

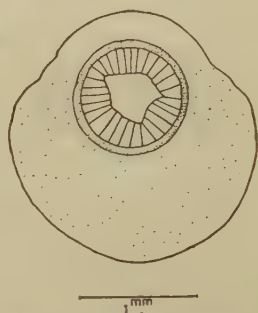


Fig. 42. — Coupe transversale schématique de la base d'un Balai de sorcière de l'Airelle (Cf. fig. 41) en hachures, bois ; en pointillé serré, liber ; en points espacés, mycélium.

la tige (Voir p. 38), produit des altérations répondant exactement à ce type. Ces cas permettent de vérifier la loi de coïncidence entre l'hypertrophie et le développement mycélien. La règle observée chez les hypertrophies localisées est ici aussi fidèlement suivie : les hyphes sont très abondants dans toute la partie épaissie ; on les trouve aussitôt très rares, dès qu'on passe dans la zone restée normale.

Le rapprochement fait entre le Balai de sorcière de l'Airelle et les hypertrophies localisées trouve enfin une confirmation décisive dans le fait suivant : parfois *Pucciniastrum Göppertianum* provoque sur la tige de l'Airelle une simple hypertrophie latérale, peu étendue, sans contact avec le bourgeon. La figure 43 montre à gauche un rameau sain, à droite un Balai de sorcière, au milieu un rameau sain portant un tel renflement latéral. La coupe transversale de ce dernier est

identique à la coupe de la figure 42 (extrémité d'une hypertrophie de Balai de sorcière) ; de fait, l'aspect de l'hypertrophie est absolument le même dans le cas du renflement latéral sans répercussion sur le mode de croissance, et dans le cas du Balai de sorcière. On peut se demander quelle est l'origine de cette forme exceptionnelle de la déformation : elle semble résulter d'une contamination locale, comme la plupart des hypertrophies localisées ; mais peut-être aussi n'est-elle que le témoin d'une infestation générale, venant du bourgeon, et à peu près totalement avortée (cas extrême de la limitation du domaine envahi, à la suite de l'émancipation estivale du point végétatif). Peu importe d'ailleurs actuellement la question d'origine. Il est acquis que le même parasite détermine sur le même hôte deux altérations, identiques par la nature de l'hypertrophie, différentes seulement par son étendue et par l'effet exercé sur le mode de croissance. Ce résultat suffira pour préciser l'interprétation du Balai de sorcière de l'Airelle.



Fig. 43. — Pousse d'Airelle portant un Balai de sorcière et montrant une hypertrophie locale sur un rameau sain $1 \times 2/3$.

Trois conditions sont requises pour l'existence d'un Balai de sorcière : hypertrophie, présence de l'hypertrophie dès le jeune âge, croissance verticale. Que la seconde fasse défaut, la troisième subit le même sort, et il n'y a plus qu'une simple hypertrophie : le Balai de sorcière est passé dans le groupe des hypertrophies locales.

Ainsi l'étude de l'Airelle conduit à l'hypothèse déjà suggérée par le Sapin : l'hypertrophie précoce de la tige entraîne la croissance verticale. Cette règle admise, la définition du Balai de sorcière, pour l'Airelle comme pour le Sapin, se simplifie : *une hypertrophie générale de la jeune tige.*

Les Balais de sorcière provoqués par des Urédinées.

Voici, d'après la littérature et quelques observations nouvelles, une liste toute provisoire des Balais de sorcière provoqués par des Urédinées :

Gymnosporangium gracile Pat. sur *Juniperus Oxycedrus* L.

Gymnosporangium Nidus-Avis Thaxt. sur *Juniperus virginiana* L.

Gymnosporangium Kernianum Bethel sur *Juniperus Utahensis* (Engelm.) Lemm.

Gymnosporangium juvenescens Kern sur *Juniperus virginiana* L. et *Juniperus scopulorum* Sarg.

Gymnosporangium Blasdaleanum (D. et H.) Kern sur *Libocedrus decurrens* Torr.

Melampsorella Caryophyllacearum (D. C.) Schröt. sur *Abies pectinata* L.

Pucciniastrum Göppertianum (Kühn) Kleb. sur *Vaccinium Vitis-Idæa* L.

Puccinia Arrhenatheri (Kleb.) Eriksson sur *Berberis vulgaris* L.

Puccinia caulicola Schn. sur *Thymus Serpyllum* L.

Puccinia Rübsaameni P. Magn. sur *Origanum vulgare* L.

Cæoma deformans (Berk. et Br.) Tubeuf sur *Thuyopsis dolabrata* (L. f.) S. et Z.

Zaghouania Phyllireæ Pat. sur *Phyllirea media* L.

Types exotiques imparfaitement connus :

Æcidium ornamentale Kalchbr. sur *Acacia horrida* Willd. (1).

Diverses espèces d'*Æcidium*, *Ravenelia*, *Cronartium* (2), *Uromycladium* (2).

J'ajoute quelques remarques sur trois de ces Balais de sorcière :

Origan. — Le Balai de sorcière provoqué par *Puccinia Rübsaameni*, décrit et bien figuré par MAGNUS (2), étudié

(1) Icon. in DIETEL (1), p. 27.

(2) Belles photographies dans MAC-ALPINE (1).

ensuite par STÄMPFLI (1), ne m'est connu que par des échantillons d'herbier. La hampe principale porte des ramifications qui manquent à la tige normale et qui sont dressées à peu près verticalement. Il y a une ressemblance certaine avec le cas de l'Airelle.

Serpolet. — Le Balai de sorcière provoqué par *Puccinia caulicola*, étudié par SCHRÖTER (2) et surtout STÄMPFLI (1), ne m'est connu, lui aussi, que par les herbiers : je publie (Pl. IV, phot. 17) la photographie d'un bel échantillon du Muséum de Paris. Les pousses verticales courtes, portant les calices étoilés, sont des hampes florifères normales ; les pousses verticales longues, ne montrant pas de calices, sont des tiges sans fleurs attaquées par le Champignon. Ainsi le parasite joue le même rôle physiologique que la fleur : il provoque le redressement des tiges stériles à la manière des tiges florifères.

Phyllirea. — Je qualifie de Balais de sorcière les jeunes pousses anormales de *Phyllirea* entièrement recouvertes par les fructifications d'*Æcidium Phyllirææ* D.C., qui est une forme de *Zaghouania Phyllirææ* Patouillard (1). La photographie 18 (Pl. IV) représente un bel échantillon de l'Herbier du Muséum ; j'en ai quelques exemplaires, d'ailleurs malingres, recueillis en juin 1928 sur un *Phyllirea media* du Jardin botanique de Toulouse (2). A l'aisselle d'une feuille prennent naissance deux ou plusieurs rameaux très courts, d'aspect anormal : les tiges et les feuilles sont toutes tapissées d'écidies ; les tiges sont épaisses (3) ; les feuilles aussi sont épaisses mais très petites.

Cette formation doit être rapprochée du Balai de sorcière, car : 1° la croissance est souvent verticale, en tout cas elle est toujours irrégulière et sans rapport avec l'architecture du *Phyllirea* ; 2° il y a plusieurs pousses au même point (polycladie) ; 3° la répartition des écidies indique une infestation précoce, affectant tout le bourgeon.

(1) Cf. DUMÉE et MAIRE (1).

(2) Je remercie beaucoup M. VIGNAUX, Jardinier en chef du Jardin botanique de Toulouse, qui s'est chargé pendant une saison de suivre l'évolution de la maladie.

(3) L'étude anatomique en a été faite par STÄMPFLI (1).

Évidemment, ce n'est qu'un Balai de sorcière rudimentaire. Notons d'ailleurs que, si la pousse anormale reste minime, c'est parce qu'elle meurt très vite (sans doute à la suite de la maturité des spores, qui est hâtive). Il s'agit donc vraisemblablement d'un Balai de sorcière *avorté*.

Le cas du *Phyllirea* présente encore un autre intérêt : nous avons vu (p. 38) que des feuilles par ailleurs indemnes portent sur les nervures des hypertrophies locales, parfois même de petites galles, couvertes des écidies de *Zaghouania*, semblables à celles qu'on observe chez la Bourdaine. Ainsi, quand le parasite s'attaque à une partie de la feuille, il produit une hypertrophie locale ; quand il s'attaque à un jeune bourgeon, il le transforme en Balai de sorcière.

LES MODES DE DÉFORMATION

I. — Distinction de deux types de Balais de sorcière.

Les analyses qui précèdent vont permettre d'établir des rapprochements dans le groupe hétérogène des Balais de sorcière.

Il est apparu déjà que les Balais de sorcière du Sapin et de l'Airelle ont des affinités profondes, tandis que celui du Genévrier est très différent. Il n'y aura qu'à préciser cette opposition.

Le Balai de sorcière du Genévrier Oxycèdre est défini par un foisonnement de branches émanant de la même région de l'arbre : c'est une *touffe*. Chaque branche est normale ; l'anomalie est dans le groupement. Nous dirons que c'est un *Balai de sorcière polystype* (1) (c'est-à-dire à multiples souches).

Au contraire, chez le Sapin et chez l'Airelle, la polycladie est secondaire, tandis que l'hypertrophie et la croissance verticale sont primitives : le Balai de sorcière est défini par une *tige hypertrophiée dès le jeune âge et croissant vers le haut*. C'est un Balai de sorcière à souche unique : il est *monostype* (2).

On peut utiliser cette distinction pour classer les Balais de sorcière qui n'ont pas été étudiés dans ce travail ou dont la description n'a pu être qu'esquissée.

Le Balai de sorcière de l'Origan est analogue à celui de l'Airelle, il est monostype. Les jeunes pousses de *Phyllirea* hypertrophiées par *Zaghouania Phyllireæ* sont aussi des éléments de Balai monostype. Le Balai de sorcière très particulier décrit par TUBEUF (1) sur *Thuyopsis dolabrata* et provoqué par *Cæoma deformans* est incontestablement monostype. Enfin le Balai de sorcière du Serpolet (Pl. IV,

(1) Στόπος, tronc, souche.

(2) Il a été question plus haut (p. 64) des Balais de sorcière du Sapin à souches multiples : ils ne sont polystypes qu'en apparence, puisque chaque souche est par elle-même un Balai de sorcière.

phot. 17), encore que très différent des précédents, doit être aussi monostype, puisqu'il comporte essentiellement un redressement de la tige.

Malgré les études d'ERIKSSON (1 et 2), le Balai de sorcière de l'Épine-Vinette m'est trop peu connu pour que je puisse tenter de le classer.

En revanche, les Balais de sorcière déterminés sur des Genévriers américains par diverses espèces de *Gymnosporangium* doivent être tous polystypes : le Balai de sorcière de *Gymnosporangium Kernianum* a la forme sphérique qui caractérise les polystypes (Pl. IV, phot. 19); il en est de même de celui de *Gymnosporangium juvenescens* ; enfin *Gymnosporangium Nidus-Avis* rappelle beaucoup *Gymnosporangium gracile*. D'après les photographies de MAC ALPINE (1), certains Balais de sorcière australiens (à *Cronartium* et *Uromycladium*) semblent aussi polystypes.

Voici enfin quelques indications relatives aux Balais de sorcière provoqués par d'autres agents que les Urédinées : celui de *Juniperus communis* L., dû à une Loranthacée, doit être, d'après les études de HEINRICHER (1), nettement polystype. Il en est sans doute de même des anomalies de ramification, suites de blessures ou d'une défeuillaison précoce (provoquée par des prédateurs), et qu'on a décrites sous le nom de Balais de sorcière (2). En revanche, les Balais de sorcière typiques des Exoascées et de certaines Exobasidiées sont, au moins pour une part, monostypes.

II. — Classification des altérations parasitaires.

Les déformations provoquées par les Urédinées peuvent se classer en quatre catégories (3) :

(1) Voir plus bas, page 110.

(2) LIERNUR, Hexenbesen (Rotterdam, 1927). — Cf. aussi KÜSTER (1), p. 270.

(3) Il y a dans notre flore un cas singulier, échappant à cette classification : *Melampsora pinitorqua* Rostr. produit la flexion en S de la flèche du Pin. Mais, d'après HARTIG (1), l'action du parasite est seulement mortifiante, non déformante : il s'agirait d'une alternative d'attaques (avec mortification et affaissement) et de guérisons (avec redressement).

Hypertrophies localisées (*épaississement irrégulier d'une partie d'organe*).

Attaques étendues (*extension générale du mycélium : hypertrophie exclusive mais complète des limbes, avec changement de leur forme ; très souvent aussi allongement de l'organe vertical de soutien, réduction de la ramification, castration parasitaire*).

Balais de sorcière monotypes (*hypertrophie précoce et croissance verticale de la tige ; caractères secondaires : castration parasitaire, polycladie ; éventuellement, hypertrophie généralisée des feuilles*).

Balais de sorcière polystypes (*polycladie fondamentale ; orientation verticale irrégulière et sans doute secondaire ; castration parasitaire*).

Entre des cas très divers, c'est l'hypertrophie qui est le lien. Au fond, elle est une ; diverse par les modalités de son extension, elle classe les types de déformation : voisine du point végétatif, l'hypertrophie de la tige détermine un Balai de sorcière monotype ; si elle s'en éloigne ou qu'elle se porte sur un autre organe, il n'y a qu'une Hypertrophie locale ; et chez les Attaques étendues, c'est encore la topographie de l'hypertrophie qui fournit le caractère essentiel. Seuls les Balais de sorcière polystypes peuvent être totalement étrangers au phénomène d'hypertrophie.

Entre des groupes ainsi définis, il est naturel que s'observent quelques transitions ; voici les plus intéressantes :

1° Dans les Attaques étendues (1), les feuilles partiellement épaissies sont conformes au type des Hypertrophies locales.

2° C'est entre les deux groupes les plus dissemblables, Hypertrophies locales et Balais de sorcière monotypes, qu'on note les rapports les plus intéressants : chez le Balai de sorcière du Sapin, l'hypertrophie de la tige se relie à celle du Chaudron, qui n'est autre qu'une Hypertrophie locale du type vivace (Cf. *Gymnosporangium confusum*) ; et chez l'Ai-

(1) Voir plus haut, pages 48 et 50 (type *Puccinia Epilobii-Tetragoni*).

relle, on voit au cours du développement annuel la transformation d'un Balai de sorcière monostype en hypertrophie localisée.

Ces remarques mènent à deux conclusions importantes :

1^o Les liens étroits découverts entre Balais de sorcière monotypes et Hypertrophies localisées ne sont que l'expression d'une loi, qui s'est déjà imposée à notre attention, et qu'il faudra maintenant discuter : *une tige subissant une hypertrophie générale et précoce* (1) *croît verticalement*.

Cette loi est-elle générale? Deux exemples seulement, Sapin et Airelle, l'ont suggérée.

Le cas des pousses anormales de *Phyllirea* (2) semble aussi la corroborer : à vrai dire, dans ce cas, l'orientation n'est pas régulièrement verticale ; mais cela tient peut-être à ce que ces pousses meurent vite : or nous savons par l'étude du Sapin que l'orientation verticale ne devient parfaite qu'avec l'âge. C'est là une hypothèse ; pour serrer les faits de plus près, disons que le cas de *Phyllirea* suggère plutôt la formule suivante : *une tige à hypertrophie précoce s'oriente irrégulièrement* ; dans cette interprétation, l'effet véritable serait de soustraire le bourgeon aux lois de croissance de la plante : l'orientation serait d'abord quelconque ; elle ne deviendrait verticale qu'avec le temps, en vertu du géotropisme négatif, qui est une tendance naturelle de la tige. Cette interprétation se montrera par la suite assez vraisemblable (3).

Mais la loi qui unit l'hypertrophie précoce à la croissance verticale devra aussi être mise à l'épreuve en dehors du groupe des Urédinées : les Balais de sorcière à Exoascées pourront fournir des éléments d'appréciation. Dès à présent, nous envisagerons le cas d'une Exobasidiée : *Exobasidium Vaccinii* Wor. a sur *Vaccinium Vitis-Idæa* L. deux modes d'attaque, l'un sur feuille (*forma circumscripta* de THOMAS),

(1) *Précoce* : terme vague à dessein, exprimant seulement que l'hypertrophie doit être voisine du point végétatif ; on ne peut préciser encore les limites de ce voisinage.

(2) Cf. p. 93.

(3) Voir plus bas, p. 116.

l'autre sur tige (*forma ramicola* de THOMAS) (1) ; dans le premier cas, il y a une difformité volumineuse de la feuille, rappelant la galle d'*Exobasidium* sur *Rhododendron* : c'est une Hypertrophie localisée tout à fait typique ; dans le second cas, l'hypertrophie de la tige est générale et en atteint le sommet ; la croissance est verticale, l'action est semblable à celle de *Pucciniastrum Göppertianum* : c'est un Balai de sorcière monostype.

Ainsi nous trouvons en faveur de notre loi quelques arguments de forte vraisemblance. Mais il y a aussi des difficultés : il faudrait prouver que toute hypertrophie de bourgeon influe sur le tropisme de croissance. Une Urédinée semble manquer à cette règle : la forme écidienne de *Puccinia Graminis* Pers. détermine parfois sur l'Épine-Vinette des hypertrophies de bourgeon, que FISCHER a décrites (2) ; toutes les bases de feuilles sont tuméfiées et couvertes de Rouille ; le bourgeon, très gonflé, avorte. Rien n'indique un Balai de sorcière. On peut répondre que l'organe meurt avant d'avoir pu révéler son tropisme, puisque le bourgeon ne se développe pas : le cas serait comparable à celui de *Phyllirea*, avec avortement plus précoce encore. La question reste ouverte.

2° Une autre conclusion importante se formulera ainsi : entre deux déformations parasitaires très dissemblables, tels un Balai de sorcière et un gonflement de feuille, il n'y a pas d'autre différence que celle du lieu de l'hypertrophie.

Une cécidie est aussi caractéristique qu'une espèce : on se pose pour les cécidies le problème de la cause de la spécificité.

On admet en général, et avec de fortes raisons, qu'une cécidie est déterminée par une sécrétion du parasite ; mais on cède parfois à la tentation d'imputer à des propriétés spéciales de cette sécrétion tout ce qu'il y a d'original dans la cécidie.

La conclusion qui précède plaide contre cette dernière interprétation : l'hypertrophie, à laquelle on peut attribuer

(1) THOMAS, Ueber einige Exobasidien und Exoasceen (*Forstl. Naturwiss. Zeitschr.*, t. VI, 1897). — J'ai pu comparer ces deux formes, que j'ai rencontrées dans les Vosges.

(2) FISCHER (1), p. 48. — J'ai retrouvé la même altération à Bellevue (Seine-et-Oise).

une cause humorale, est toujours la même propriété ; mais les différences entre les diverses déformations s'expliquent par des particularités biologiques des deux êtres en présence : rapidité de croissance de l'un et de l'autre, pénétration plus ou moins aisée dans tel ou tel organe, etc. Il est donc inutile et illégitime d'attribuer au parasite des propriétés chimiques mystérieuses.

La spécificité morphologique de la cécidie a pour support non la spécificité chimique de la sécrétion, mais la spécificité biologique du mode de vie des deux êtres associés.

L'HYPERTROPHIE

Dans la plupart des cas de déformation étudiés plus haut, nous avons rencontré des phénomènes d'hypertrophie. On pourrait faire la même observation en dehors du domaine des Urédinées, à propos d'autres Champignons parasites déformants (Ustilaginées, Exobasidiées, Exoascées, Péronosporées), et aussi chez les galles provoquées par des animaux. L'hypertrophie est l'altération parasitaire la plus répandue.

On doit définir l'hypertrophie comme la *croissance excessive d'un tissu*.

Il ne faut pas préciser la modalité de la croissance. KÜSTER attribuait une certaine importance à cette précision : VIRCHOW (1) limitait le sens du terme *hypertrophie* à la croissance de la taille cellulaire ; KÜSTER acceptait cette définition : au contraire, quand un tissu croît par multiplication des cellules, il parlait d'*hyperplasie*.

Il est possible que la suite de nos connaissances donne de l'intérêt à cette distinction. Actuellement, il est beaucoup plus important de noter les liens entre les deux processus. De fait, on les trouve sans cesse associés : dans la grande majorité des cas, les cellules sont à la fois plus grandes et plus nombreuses que normalement (exemples : l'hypertrophie des feuilles d'*Euphorbia Cyparissias* par *Uromyces Pisi*, des rameaux d'Airelle par *Pucciniastrum Göppertianum*) ; il semble même qu'elles ne soient jamais plus nombreuses sans être en même temps plus grandes. En revanche, le gigantisme cellulaire peut se trouver seul, sans aucune multiplication des éléments (exemple : la feuille du Balai de sorcière du Sapin) ; mais il y a des associations parasitaires où l'on observe, selon les cas, soit le gigantisme seul, soit le gigan-

(1) VIRCHOW, Zellulärpathologie, 1858, cité par KÜSTER (2), p. 306. — Cf. aussi KÜSTER (2), p. 254.

tisme associé à la prolifération cellulaire (exemple : la feuille de la Bourdaine attaquée par *Puccinia coronata*).

D'ailleurs, on observe encore d'autres modalités : parfois l'excès de croissance résulte d'un méristème surnuméraire ; nous l'avons constaté chez la feuille du Poirier, épaissie par *Ræstelia cancellata* ; c'est extrêmement fréquent chez les galles de Cynipides. Sans doute peut-on dire que c'est une variété d'hyperplasie ; c'en est en tout cas une forme très spéciale, en quelque sorte le terme extrême, à l'opposé du simple gigantisme cellulaire.

Ainsi le détail histologique est très variable ; mais on retrouve, en définitive, le même résultat, réalisé par des procédés divers : croissance excessive d'un tissu. Il faut donc renoncer à employer le terme d'*hypertrophie* dans le sens très spécial défini par VIRCHOW et le reprendre dans son acception commune, qui est beaucoup plus intéressante : c'est ce qui a été fait au cours de tout ce travail.

KÜSTER a eu l'idée de réunir sous un même vocable toutes les altérations qui consistent dans le développement anormal d'un tissu : il les appelait « galles histioïdes », leur opposant les « galles organoïdes », caractérisées par des organes en surnombre, des métamorphoses d'organes, des anomalies de disposition, mais sans aucune anomalie histologique (1). A vrai dire, KÜSTER jugeait cette classification trop rigide : il remarquait que beaucoup de galles sont à la fois histioïdes et organoïdes ; on peut donc distinguer dans une même cécidie des *altérations histogènes* et des *altérations organoïdes* : par exemple, chez le Balai de sorcière du Sapin, l'hypertrophie de la tige et de la feuille est histogène, tandis que la polycladie, la disposition foliaire, la croissance verticale sont des altérations organoïdes.

Les observations faites précédemment sur l'hypertrophie augmentent beaucoup l'intérêt de la distinction proposée par KÜSTER, car *hypertrophie* et *altération histogène* sont deux termes pratiquement synonymes ; la valeur qui sera reconnue à la notion d'hypertrophie montrera donc la justesse des remarques de KÜSTER.

(1) KÜSTER (2), p. 187.

Une propriété fondamentale de l'hypertrophie parasitaire, c'est d'être localisée au voisinage du parasite qui la détermine : chez les Urédinées, elle se localise au voisinage des amas mycéliens. Cette remarque a été faite à tout instant dans la partie descriptive de ce travail ; elle s'imposait notamment chez les espèces à mycélium étendu : il y a hypertrophie des feuilles, qui renferment des masses mycéliennes importantes ; structure normale chez les tiges, dans lesquelles le mycélium est rare ; de plus, quand la feuille n'est pas totalement attaquée, l'hypertrophie se limite au domaine envahi. Ainsi apparaît la double loi : nécessité de la *proximité* et de l'*abondance* du parasite.

L'interprétation de cette loi s'éclairera par l'étude des rapports entre l'*hypertrophie* et la *sporulation*. Plusieurs fois, dans les descriptions qui précèdent, une relation a été notée entre l'hypertrophie et le développement des spores : par exemple, chez la Bourdaine attaquée par *Puccinia coronata* et dans beaucoup d'autres cas d'attaques localisées ; mais ce sont encore les espèces à mycélium étendu qui montrent cette relation sous l'aspect le plus apparent : le Champignon fructifie dans les feuilles, il les épaissit ; il ne produit pas de spores dans les tiges, il ne les déforme pas.

D'ailleurs, le lien entre l'hypertrophie parasitaire et la sporulation ne s'observe pas seulement chez les Urédinées : des Exoascées (par exemple *Taphrina aurea* Pers.), des Exobasidiées (par exemple *Exobasidium Vaccinii* Wor.) produisent des gonflements exactement limités à la zone couverte par les spores. Chez des Péronosporées (*Cystopus*), l'hypertrophie semble aussi liée à la fructification (1). Les Ustilaginées fournissent des faits plus frappants encore : les espèces de Charbon formant leurs spores dans les anthères des Caryophyllées (par exemple *Ustilago violacea* Pers.) n'exercent d'action déformante qu'au temps et au lieu de la sporulation ; il est vrai qu'il s'agit là d'une altération très spéciale et assez mystérieuse, sortant vraiment du cadre de cette étude ; mais bien d'autres espèces d'Ustilaginées,

(1) EBERHARDT, Contribution à l'étude de *Cystopus candidus* Lév. (*Centralblatt f. Bakt.*, II, t. XII, 1904).

dont l'action est purement hypertrophiante, ont la même propriété : VON GUTTENBERG (1) a montré, chez le Maïs atteint de Charbon (*Ustilago Maydis* Lév.), une brusque réaction d'hypertrophie, coïncidant avec le développement des spores et limitée à leur voisinage. VUILLEMIN faisait la même observation à propos des Broussins des Myrtacées (tumeurs ligneuses déterminées par *Ustilago Vriesiana* Vuill.) (1).

Ainsi les faits ne manquent pas pour illustrer l'idée d'un rapport entre l'hypertrophie et la sporulation. Il paraît naturel d'attribuer à ce rapport une signification qualitative : le pouvoir hypertrophiant d'un parasite serait lié à telle propriété spéciale, chimique sans doute, d'un stade de sa vie.

Mais bien des faits contredisent l'explication qualitative : en effet très souvent l'hypertrophie provoquée par une Urédinée n'a aucun lien avec la sporulation. Rappelons quelques exemples déjà notés : chez le Balai de sorcière de l'Airelle, tous les rameaux hypertrophiés portent des spores, mais l'hypertrophie est déjà bien développée avant toute ébauche de fructification ; la feuille du Poirier attaquée par *Ræstelina cancellata* est dans le même cas : tuméfaction et sporulation coïncident dans l'espace, mais sont absolument séparées dans le temps ; chez le Buis attaqué par *Puccinia Buxi*, nous avons vu l'hypertrophie s'étendre à toute la zone occupée par un mycélium abondant, sans se limiter au voisinage des sores ; enfin le Chaudron du Sapin est un organe très hypertrophié, mais ne porte jamais aucune spore ; il en est exactement de même des rameaux du Balai de sorcière du Sapin.

Tous ces faits montrent qu'on n'a pas le droit d'attribuer un pouvoir hypertrophiant spécifique au mycélium qui fructifie, par opposition au mycélium végétatif. Il serait faux de dire que l'hypertrophie est déterminée par les sores. Au contraire, on doit s'en tenir à la loi déjà établie : l'hypertrophie se développe au voisinage d'un mycélium abondant, et il faut mettre l'accent sur la condition quantitative, car

(1) VUILLEMIN, Les Broussins des Myrtacées (*Ann. Sc. agr. fr. étr.*, 1^{re} série, X, t. II, 1893).

c'est elle qui explique le lien apparent avec la sporulation. En effet, chez la plupart des Champignons, la différence la plus remarquable entre la phase végétative et la phase reproductrice est une différence de quantité : à propos du Champignon de couche, que l'on pense au contraste entre le mince chevelu du blanc de Champignon et les masses volumineuses et compactes des fructifications en chapeaux. Il en va de même chez les Champignons parasites : les hyphes végétatifs sont rares ; mais, peu de temps avant la sporulation, ils se développent en plexus mycéliens épais et serrés. Ce contraste entre les deux stades a son maximum chez les Ustilaginées : les masses de spores formées sont exceptionnellement grandes, tandis que le mycélium est très maigre ; on s'explique ainsi que, dans ce groupe, le lien entre l'hypertrophie et la fructification soit apparu très étroit. Chez les Urédinées, au contraire, les proportions quantitatives sont beaucoup plus variables : tantôt les sores dominant et paraissent être la cause exclusive de la déformation ; tantôt le mycélium végétatif est lui-même très abondant et suffit à exercer l'action hypertrophiante.

En définitive, un sore n'exerce pas d'action spécifique, il n'intervient que comme une masse de parasite ; la loi fondamentale est bien la loi des exigences quantitatives de l'hypertrophie.

Il sera utile de discuter deux questions annexes :

1^o *L'hypertrophie parasitaire est-elle un gonflement pathologique éphémère, ou une croissance normale capable de durer ?*
— En général, les hypertrophies sont éphémères : elles sèchent très vite ; c'est le cas des hypertrophies localisées n'occupant qu'une partie du limbe foliaire : l'hypertrophie jaune orangé meurt au cours de l'été, tandis que le reste du limbe dure jusqu'à l'automne ; dans les attaques étendues, les feuilles, entièrement envahies, tombent en été ; chez le Balai de sorcière du Sapin, les feuilles sont précocement caduques ; dans le Balai de sorcière de l'Airelle, l'écorce hypertrophiée se flétrit à l'automne et reste pendant les années suivantes comme un fourreau sans vie, autour du cylindre central

qui n'a pas souffert. D'autres parasites déformants montrent des faits analogues : les hypertrophies à Exobasidiées ou à Ustilaginées sont tout à fait éphémères ; les galles d'Insectes ne survivent pas au départ de leur hôte, en général.

Mais, au moins en ce qui concerne les Urédinées, le caractère transitoire des cécidies est en rapport avec la sporulation : c'est à la suite de l'épanouissement des sores qu'on assiste à la dessiccation du tissu hypertrophié ; on l'observe pour tous les exemples d'Urédinées qui viennent d'être cités. On peut s'expliquer le fait de diverses manières : peut-être la sporulation, épuisant les tissus, les conduit-elle à une fin prématurée ; peut-être aussi s'agit-il d'une solidarité physiologique entre parasite et cécidie : la disparition du parasite, dont le mycélium se vide entièrement au profit des spores, entraînerait l'avortement du tissu hypertrophié. Peu importe, d'ailleurs, cette question d'origine : là n'est pas actuellement l'intérêt. L'essentiel est de retenir que l'hypertrophie meurt à la suite de la sporulation. De fait, voici la contre-épreuve : une hypertrophie non fructifiante est durable, le Balai de sorcière et le Chaudron du Sapin s'épaississent pendant de longues années. Il y a des cas intermédiaires : les hypertrophies provoquées sur les Genévriers par des *Gymnosporangium* se développent pendant longtemps, sous l'influence d'un mycélium vivace ; la nécrose consécutive à la sporulation est peu étendue, localisée au voisinage des sores (1).

Concluons que l'hypertrophie parasitaire n'est éphémère que par accident ; par nature, elle est capable de durer : c'est une vraie croissance. Par le gigantisme cellulaire, elle peut revêtir un aspect pathologique ; mais nous avons vu qu'il y a des passages entre ce développement et celui par méristème, qui est le type de la croissance normale. Tout cela justifie la définition donnée plus haut : croissance excessive d'un tissu.

2° *Rapports entre l'hypertrophie et le juvénilisme.* — Les botanistes de l'école d'ÉDOUARD FISCHER (2) considèrent

(1) Ces altérations forment donc un groupe très spécial : les galles polycarpiques.

(2) Notamment STEMPFLI (1).

certaines déformations provoquées par des Urédinées ou d'autres Champignons parasites comme des faits de *juvénilité*, c'est-à-dire de persistance de l'anatomie ou de la morphologie du jeune âge, sous l'influence du parasite : ils estiment que des feuilles déformées (par exemple chez l'Euphorbe atteint par *Uromyces Pisi*) rappellent les feuilles primordiales de l'espèce ; d'ailleurs, il y a des Balais de sorcière dont les feuilles appartiennent manifestement au type de jeunesse (feuilles aciculaires au lieu de feuilles en écailles, chez *Juniperus virginiana* attaqué par *Gymnosporangium Nidus-Avis* ou par *G. juvenescens*). On a décrit souvent, dans les déformations parasitaires, un bois divisé par des rayons médullaires importants, comme dans les organes jeunes. Enfin l'hypertrophie des parenchymes possède elle-même un caractère d'indifférenciation qui rappelle la jeunesse.

Ainsi l'hypertrophie et le jувénilité sont deux lois d'une certaine généralité, dont on peut faire des principes directeurs pour comprendre les altérations parasitaires. Quels rapports y a-t-il entre ces deux idées ? Il n'y a pas contradiction. Mais, puisqu'il s'agit de principes directeurs, il faut savoir si l'un d'eux a la primauté.

On peut être tenté de considérer l'hypertrophie comme un cas particulier du jувénilité. En réalité, l'hypertrophie est plus que cela : c'est un *excès* de croissance ; on ne peut la réduire à une survivance de la jeunesse. L'idée peut se soutenir du point de vue qualitatif : la nature des tissus hypertrophiés rappelle celle des tissus jeunes ; mais le point de vue quantitatif est plus important, puisque le mode histologique, c'est-à-dire l'aspect qualitatif, est variable : or le jувénilité n'explique pas la masse de tissu nouvellement formé. L'hypertrophie est un accroissement positif (1) et non pas un simple retard.

Ainsi le jувénilité n'est pas le principe directeur ; alors il pose un problème : pourquoi cette remarquable convergence

(1) Seule l'étude des Champignons parasites conduit à exagérer l'importance du jувénilité. KÜSTER, envisageant toujours en même temps les galles des Insectes, n'a pas oublié que l'hypertrophie est une formation nouvelle, une croissance.

d'altérations si diverses, qui rappellent chacune à sa façon des stades de jeunesse? On peut chercher dans la physiologie de l'hypertrophie des ressemblances avec la physiologie de la jeunesse ; on noterait la *croissance des tissus*, opposée à la *différenciation* qui caractérise l'âge adulte, et on en conclurait que le parasite, prolongeant la croissance, prolonge en même temps un état physiologique de jeunesse, qui entraîne des ressemblances variées avec les organes jeunes. Dans cette hypothèse, le juvénilisme apparaîtrait comme une conséquence de l'hypertrophie. Cette opinion ne peut avoir de portée générale, car il y a des aspects juvéniles dans des altérations parasitaires sans hypertrophie (*Juniperus virginiana* — *Gymnosporangium Nidus-Avis*) : il pourrait donc y avoir indépendance entre les deux principes.

Quoi qu'il en soit, nous sommes autorisés à conclure que la loi d'hypertrophie n'est pas réductible à une autre loi. Il y a donc chez beaucoup de parasites des plantes une propriété vraiment spéciale, le *pouvoir hypertrophiant*, qui se manifeste par un excès de croissance, d'une unité profonde sous une grande variété d'aspect histologique ; le pouvoir hypertrophiant se fait sentir au voisinage du parasite ; il est, pour une espèce donnée, en rapport avec la quantité de celui-ci ; l'hypertrophie qui en résulte ressemble à une croissance normale : elle peut durer et se développer.

LA CROISSANCE VERTICALE DES BALAIS DE SORCIÈRE

Chez tous les Balais de sorcière, nous avons observé, d'une façon plus ou moins nette, l'orientation verticale de la croissance des tiges. « Je tiens pour caractéristique des Balais de sorcière, écrivait TUBELUF (1, p. 168), qu'à l'encontre des lois de la branche qui les porte ils tendent à se développer avec l'indépendance d'une pousse de cime, manifestant un géotropisme négatif. »

D'après les remarques faites plus haut, le problème se pose différemment selon qu'il s'agit de Balais de sorcière monotypes ou polystypes : le phénomène est primaire chez les uns, secondaire chez les autres.

La croissance verticale des rameaux dans le Balai de sorcière polystype du Genévrier Oxycèdre.

Chez le Genévrier Oxycèdre, la croissance verticale des rameaux du Balai de sorcière nous est apparue comme une conséquence de la polycladie. L'observation fondamentale était celle-ci : le Balai de sorcière a la forme d'une boule ; autrement dit, c'est un foyer de ramification divergente, sans tropisme défini : la multitude des rameaux de même âge naissant au même point entraîne l'absence de hiérarchie ; une orientation à peu près verticale devient propriété commune de tous.

Cette interprétation, suggérée par le Balai de sorcière du Genévrier Oxycèdre en France, trouve une bonne confirmation dans l'examen des types américains : la photographie 19 (Pl. IV), reproduisant une photographie de BETHEL (1), montre le Balai de sorcière de *Gymnosporangium Kernianum* sur *Juniperus Utahensis* ; la forme en boule est

aussi parfaite que possible ; l'absence de tropisme pour chaque pousse envisagée séparément est manifeste.

Donc la croissance verticale des Balais de sorcière polystypes n'est vraiment qu'une conséquence de la polycladie : pour l'expliquer, c'est la cause de la polycladie qu'il faudrait chercher.

HEINRICHER (1) a décrit un autre Balai de sorcière du Genévrier (*Juniperus communis* L.), déterminé par une Loranthacée, *Arceuthobium Oxycedri* (D. C.) M. Bieb. : le parasite pousse comme le Gui ; au voisinage de son point d'insertion se développe une touffe serrée de rameaux de Genévrier, dirigés vers le haut. HEINRICHER dit que la polycladie joue le rôle principal ; il admet que la croissance verticale est un phénomène secondaire. Il cherche donc, lui aussi, la cause de la polycladie ; il pense la trouver dans l'afflux de la sève appelée par le parasite : il suppose que la sève, baignant les tissus du Genévrier voisins des suçoirs du parasite, y provoque le départ de nombreux bourgeons adventifs.

Les deux Balais de sorcière du Genévrier, à *Gymnosporangium* et à *Arceuthobium*, se ressemblent beaucoup : les photographies de HEINRICHER en témoignent. D'autre part, dans les deux cas, l'analyse du phénomène conduit à la même notion fondamentale : polycladie au voisinage du parasite. On peut essayer de faire la même hypothèse sur l'origine de l'anomalie.

L'explication des Balais de sorcière polystypes par l'afflux de la sève trouve d'ailleurs quelque appui dans la variété même des causes qui peuvent les provoquer. Le Saule et le Platane croissent en têtards à la suite de l'ablation de toutes les branches qui émanaient du tronc. Chez les Balais de sorcière traumatiques, provoqués par les ravages d'un prédateur (2), la polycladie résulte aussi d'une mutilation systématique. Ainsi la cause des Balais de sorcière polystypes ne

(1) HEINRICHER, Die Bedingungen unter denen durch den Parasitismus der Zwergmistel (*Arceuthobium Oxycedri*) auf *Juniperus* Hexenbesen entstehen können (*Zeitschr. Pflanzenkrankh.*, XXVIII, 1918).

(2) Voir p. 96.

peut se trouver dans une influence spécifiquement parasitaire : il faut la chercher dans un phénomène commun au parasitisme et à la mutilation, donc bien vraisemblablement dans un trouble de la nutrition. On pourrait faire la supposition suivante : de même que la sève montante s'accumule dans le moignon décapité du Saule et provoque la croissance en têtard, de même elle afflue au voisinage d'un parasite et détermine un Balai de sorcière polystype. Cette explication rendrait compte d'une manière indirecte de la croissance verticale des rameaux.

La croissance verticale du Balai de sorcière monostype du Sapin.

Ce cas est très différent du précédent. Ici, la croissance verticale n'est pas la moyenne d'une irrégularité, la direction privilégiée dans un foisonnement qui supprime l'ordonnance habituelle de l'arbre. Le fait est local, isolé : il ne peut s'expliquer par la polycladie, il demande à être expliqué pour lui-même. L'aspect caractéristique, celui qui pose le plus fortement le problème, c'est celui que montre la figure 29 : une tige se dresse verticale, isolée, sur une branche latérale, horizontale du Sapin.

Conditions de la croissance verticale et de la croissance horizontale chez les branches normales du Sapin. — Le Sapin, l'Épicéa et quelques autres Abiétinées sont remarquables par le contraste très apparent qu'il y a entre la flèche, absolument verticale, et les branches latérales, dont la direction est à peu près horizontale. Certes, chez tous les arbres, il y a une tige principale qui pousse verticalement, et des ramifications secondaires qui s'orientent dans d'autres directions. Mais chez aucun sans doute cette différenciation n'est aussi frappante que chez le Sapin et ses congénères : de là vient aussi la forme rigoureusement géométrique de ces Abiétinées.

Chez le Sapin il y a même une différenciation morphologique : les rameaux verticaux sont plus épais que les rameaux horizontaux, et ils portent des épines orientées en tous sens,

tandis que les épines de ceux-ci sont disposées toutes dans un plan (Pl. II, phot. 15).

Ces distinctions étant bien tranchées, on se pose le problème suivant : sous quelle influence un bourgeon se développe-t-il en rameau vertical ou en rameau horizontal?

On cherche la solution de ce problème dans l'observation des conséquences de la décapitation. ERRERA (1) en a fait l'étude systématique. Quand la flèche meurt, soit par accident, soit par suite d'une intervention expérimentale, elle peut être remplacée de diverses manières : tantôt une branche latérale voisine, déjà développée horizontalement, se redresse et prend sa place (ERRERA l'a bien observé chez l'Épicéa, il a montré que la base d'une branche âgée, épaisse, peut se ployer vers le haut grâce à une reprise locale plus intense de l'activité du cambium) ; tantôt, et c'est le cas le plus habituel chez le Sapin, un bourgeon adventif né de la branche latérale la plus proche se développe en une pousse verticale, qui constitue la cime de remplacement. D'ailleurs, le plus souvent, plusieurs pousses verticales partent simultanément : aussi voit-on fréquemment des Sapins à cimes multiples ; mais, après quelque temps, l'une d'entre elles prend le dessus et forme la cime définitive de l'arbre.

ERRERA interprète ces faits de la manière suivante : le géotropisme négatif est une propriété naturelle de la tige ; la flèche du Sapin suit la règle générale. Si les branches latérales font exception et se dirigent horizontalement, c'est qu'elles subissent une action inhibitrice émanant de la flèche : en effet, quand la flèche est supprimée, l'inhibition est levée, des bourgeons latéraux engendrent des pousses verticales. Donc, pour expliquer et la croissance horizontale des branches latérales et la croissance verticale des cimes de remplacement qui en émanent, on n'a pas à tenir compte de la nature même du phénomène géotropique : celui-ci est au fond constant ; la différence est dans la présence ou l'absence d'une inhibition.

Application au Balai de sorcière des lois de la croissance

(1) ERRERA, Conflits de préséance et excitations inhibitoires chez les végétaux (*Inst. bot. Bruxelles*, t. VI, 1906).

verticale ou horizontale des rameaux du Sapin. — Le Balai de sorcière du Sapin est un rameau dont la croissance est verticale, alors que, par sa position sur une branche latérale, elle devrait être horizontale (1) : c'est une pousse latérale sur laquelle ne se fait pas sentir l'inhibition habituelle. Le jeune Balai est comparable à la jeune cime, qui pousse sur une branche latérale après section de la flèche : celle-ci se dresse vers le haut parce que la source de l'effet inhibiteur a été supprimée ; celui-là se dresse parce qu'en présence du parasite l'effet inhibiteur s'est trouvé annihilé. Ainsi l'action du parasite ne comporte pas la création positive d'un mouvement géotropique, mais l'arrêt de transmission d'une action inhibitrice (2).

Donc, la cause de la croissance verticale du Balai de sorcière émanant d'une branche latérale du Sapin consiste dans la levée de l'inhibition exercée par la cime sur la croissance spontanément verticale des rameaux.

Sans doute cette conclusion est valable aussi pour le Balai de sorcière de l'Airelle.

Rapports entre la croissance verticale et l'hypertrophie. — Rappelons la loi dont il a été déjà maintes fois question : une tige hypertrophiée dès le jeune âge croît verticalement.

1° On peut attribuer à cette loi une signification causale et dire que l'hypertrophie précoce d'une tige *provoque* sa croissance verticale. Cela revient à admettre qu'un tissu, par le fait qu'il est hypertrophié, ne reçoit pas l'action inhibitrice.

Cette hypothèse a le mérite de traduire fidèlement certains faits : chez le Sapin (p. 66), nous avons vu que l'hypertrophie précède très souvent l'orientation verticale.

2° Pourtant, il y a une forte raison pour ne pas envisager la loi précédente comme une relation de cause à effet. Nous avons observé que le Balai de sorcière et la cime du Sapin sont semblables non seulement morphologiquement par le mode de

(1) Cf. DARWIN, The power of movement in plants, 1880 (p. 188).

(2) En d'autres termes, le Balai de sorcière est un rameau qui échappe aux corrélations habituelles de l'arbre : KÜSTER (1) envisage les Balais de sorcière sous la rubrique : Les galles en tant que perturbations dans le régime des corrélations.

croissance et la disposition des feuilles, mais encore anatomiquement par l'hypertrophie. Or, si l'on est tenté d'expliquer la croissance verticale du Balai de sorcière par l'hypertrophie, c'est parce qu'il est naturel de ramener l'altération parasitaire exceptionnelle (croissance verticale) à l'altération parasitaire fréquente (hypertrophie). Chez la cime, au contraire, il n'y a aucune raison de penser que l'épaississement est la cause de la verticalité : ce sont deux manifestations simultanées ; on ne voit pas pourquoi on les enchaînerait dans un sens plutôt que dans l'autre.

Donc, s'il est permis de conclure par analogie de la cime au Balai, on doit dire que l'hypertrophie et la croissance verticale sont deux caractères associés, sans doute deux effets simultanés d'une même cause : cause d'origine physiologique au sommet de l'arbre, cause d'origine pathologique dans un bourgeon envahi par un parasite ; cause de même nature dans les deux cas, puisqu'il s'agit toujours d'une *absence d'inhibition*.

Hypothèses sur la nature profonde du phénomène. — Il faut commencer par faire une hypothèse sur la nature de l'inhibition qui s'exerce sur la branche latérale du Sapin normal. ERRERA croyait à une action humorale ; GEBEL (1) a critiqué cette supposition hardie et conclu à une inhibition trophique : la flèche tirant à elle la sève (ou certains éléments de la sève), les branches latérales dépossédées poussent moins vigoureuses ; leur sensibilité au géotropisme est atténuée ou supprimée. Cette interprétation est la plus généralement admise (1). Si on l'adopte, l'inhibition est une limitation nutritive ; la levée de l'inhibition est donc l'abondance de l'afflux alimentaire : le Balai de sorcière est une pousse tirant à elle beaucoup de sève, comme une cime. GEBEL invoquait « un afflux d'aliments plastiques » (1, p. 75).

Pour pousser plus loin la théorie, on se trouve en présence de deux possibilités :

1° Si l'on admet que l'hypertrophie est la cause de la croissance verticale, on enchaînera les faits de la manière suivante : le Champignon provoque l'hypertrophie ; celle-ci provoque à son tour un afflux de sève, qui entraîne la croissance verticale. — Il est certain qu'il y a des phéno-

(1) Les hypothèses faites sur la nature du géotropisme lui-même (ainsi la théorie statolithique de NEMEC et HABERLANDT) ne semblent ni exclure ni corroborer cette interprétation ; les travaux de RICÔME et de ZEPFFEL s'accordent parfaitement avec elle et même la présupposent.

mènes d'afflux de sève associés à des hypertrophies volumineuses : c'est le cas de beaucoup d'attaques écidienne localisées (Voir p. 20).

2^o Nous avons vu qu'il ne faut pas considérer l'hypertrophie comme la cause de la croissance verticale, mais l'hypertrophie et la croissance verticale comme deux effets simultanés d'une même cause. Alors il faut admettre que la seule nutrition du parasite détermine un afflux de sève, qui provoque à la fois croissance verticale et hypertrophie. Cette idée implique deux hypothèses : A. L'hypertrophie peut s'expliquer par un afflux de la sève : c'est revenir à la théorie de Réaumur sur les galles (1) ; elle est très contestable, car la théorie chimique, attribuant l'hypertrophie parasitaire à l'action chimique d'un liquide émis par le parasite, a reçu l'appui de quelques faits expérimentaux très solides (2). — B. On est obligé d'attribuer au parasite une action quantitative, par le volume de sa nutrition. Dans l'explication précédente, il n'était question que d'une action qualitative, excitant le gonflement des tissus ; l'afflux de sève était envisagé ensuite, appelé par le tissu hypertrophié devenu lui-même parasite du reste de la plante. Le problème est de savoir la part de la nutrition propre du parasite dans le métabolisme du complexe : la partie physiologique du présent travail tend précisément à répondre à cette question.

Le caractère hypothétique de toutes ces considérations a été assez fortement marqué. Je conclurai donc par une simple *préférence* en faveur de l'interprétation suivante : l'hypertrophie et la croissance verticale de la cime et du Balai de sorcière du Sapin sont deux effets d'une même cause, qui consiste dans l'absence de toute inhibition de croissance, c'est-à-dire dans le libre afflux de la sève, attirée électivement soit par le bourgeon terminal, soit par un parasite en voie de croissance dans un bourgeon latéral.

Comparaison des deux groupes de Balais de sorcière.

Il y a des rapports étroits entre l'orientation de la tige et le départ des bourgeons : chez la plupart des arbres, la tige principale est *à la fois* dressée et très ramifiée, tandis que les

(1) RÉAUMUR, Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, t. XII, 1737. — En la modernisant un peu, j'interprète cette doctrine de la manière suivante : la galle est comparable au fruit, le parasite nourri par la galle à l'ovule nourri par le fruit ; la galle s'enfle autour du parasite comme le fruit s'enfle autour de l'ovule fécondé, grâce au flot de sève montant vers le jeune être en voie de croissance.

(2) Sur le cas de *Pontania*, voir MAGNUS, Die Entstehung der Pflanzengallen verursacht durch Hymenopteren, 1914. — Sur le cas d'*Aulax*, voir MOLLIARD, Production artificielle d'une galle (C. R. Ac. Sc., t. CLXV, 1917).

branches latérales sont *à la fois* plus proches de l'horizontale et moins rameuses ; souvent, quand on supprime la tige principale, on observe *à la fois* deux réactions : redressement d'une branche latérale et départ de bourgeons adventifs sur une branche latérale. Ainsi deux phénomènes de nature très différente obéissent simultanément au même déterminisme, qui n'est autre que le système des corrélations entre les parties de la plante : l'orientation horizontale d'une branche et la limitation locale de la ramification résultent ensemble d'une action inhibitrice exercée par des parties plus favorisées, tandis que l'orientation verticale et la pluralité des jeunes pousses traduisent ensemble la pleine liberté de la croissance.

Les Balais de sorcière polystypes, par la polycladie, les Balais de sorcière monostypes, par l'orientation verticale, sont donc les uns et les autres des zones de croissance libérée, où les inhibitions normales ont été levées par le parasite. Les deux phénomènes sont au fond de même nature.

On peut donc formuler la double loi suivante : l'autonomie locale, déterminée par la levée des inhibitions de croissance sous l'influence d'un parasite, se manifeste, chez le bourgeon infesté, par la croissance verticale (Balais de sorcière monostypes), et dans l'infestation d'une partie âgée de la tige, par une poussée de bourgeons adventifs (polycladie : Balais de sorcière polystypes).

On comprend que les Balais de sorcière monostypes soient plus fréquents que les Balais de sorcière polystypes : car, s'il est vrai que toute jeune pousse de tige est par nature, négativement géotropique, il s'ensuit que toute autonomie de bourgeon doit se manifester par la croissance verticale ; au contraire, l'infestation d'un organe âgé ne peut libérer de bourgeons adventifs qu'à la condition qu'il en existe préalablement des ébauches, normalement inhibées. C'est pour cela sans doute qu'il y a une multitude d'Hypertrophies locales ne montrant pas trace de polycladie (1).

(1) Dans ce dernier cas, on peut se demander si l'hypertrophie, n'est pas par elle-même une manifestation de l'autonomie locale de la croissance.

CONCLUSIONS

A première vue, il n'y a pas de rapport entre la partie physiologique et la partie morphologique de ce travail. La discussion de certaines idées générales va pourtant faire apparaître un lien entre elles.

Spécificité des actions parasitaires. — Il faut subdiviser la question :

1^o L'existence d'un pouvoir déformant est propriété spécifique de telle ou telle association parasitaire : c'est là une spécificité qui n'a pu encore être réduite.

2^o L'intervention du parasite dans les échanges respiratoires de l'association est un fait général ; il est indépendant du fait spécifique de l'action déformante.

3^o La spécificité du type de déformation a subi dans ce travail un commencement de réduction : des intermédiaires ont été notés entre les divers modes de déformation ; de plus, la cause différentielle de chacun d'eux a été aperçue dans des cas favorables : selon le lieu de l'infestation, on a soit une hypertrophie locale, soit un Balai de sorcière monotype ; il est donc superflu de faire appel pour chaque cas à la spécificité d'une action humorale.

4^o Quand une Urédinée a un mycélium sporifère déformant et un mycélium végétatif non déformant, on aurait tort de conclure à une propriété spécifique du stade de fructification : car la différence entre les deux cas doit être simplement quantitative.

Action qualitative ou action quantitative? — En somme, à divers égards, la spécificité est peu prononcée ; cela ne tient-il pas à ce que l'action est au fond plus quantitative que qualitative ? Un fait, qui n'apporte à vrai dire qu'une indication dans le débat, doit exprimer une propriété importante du parasite, puisqu'il est vrai à la fois de l'action physiologique

et de l'action morphogène : c'est la loi de localisation au voisinage d'un mycélium abondant. Il faut la quantité, et la quantité immédiatement présente ; l'idée qualitative d'une action à distance est exclue.

Nutrition du parasite. — Une action quantitative fait penser à une action trophique : de là vient l'idée d'attribuer le rôle essentiel à la nutrition du parasite. Mais alors commencent les hypothèses.

1° Pour l'action sur les échanges respiratoires, l'hypothèse est très vraisemblable : le parasite n'apporterait pas autre chose que la quantité de son propre métabolisme.

2° Pour l'action déformante, la même interprétation est très audacieuse. Il y a un seul cas favorable : le Balai de sorcière du Sapin ressemble tellement à la cime qu'il est naturel de l'expliquer par la même cause : cette cause serait forcément de la nature des mécanismes de corrélations de bourgeons ; il s'agirait d'un flot de sève. La comparaison détaillée faite entre le Balai de sorcière et la cime a permis d'ajouter que, si l'on admet cette idée, on doit expliquer par la même cause non seulement la croissance verticale, mais encore l'hypertrophie des tissus : autrement dit, l'explication trophique serait valable pour la plus générale des déformations parasitaires.

RÉSUMÉ.

Abstraction faite des interprétations précédentes, voici les résultats positifs acquis dans ce travail :

1° En physiologie, j'ai confirmé qu'un tissu attaqué par une Urédinée a une respiration bien plus active que le même tissu indemne ; j'ai montré que cette propriété se limite à la zone envahie, qu'elle est manifeste surtout avant la maturité des spores, qu'elle est indépendante du pouvoir déformant du parasite. J'ai montré aussi que certains tissus envahis par des Urédinées vivent en hétérotrophes. Ces deux groupes d'observations indiquent le grand rôle quantitatif joué par le parasite dans la nutrition de l'hôte.

2° L'étude systématique des déformations (1) a permis d'en donner une classification biologique : *hypertrophies locales*, si le parasite vivant en colonie restreinte produit une tuméfaction localisée ; *attaques étendues*, dans le cas spécial où le parasite répandu à travers toute la plante hypertrophie les organes où il fructifie ; *Balais de sorcière monotypes*, si la tige, envahie dès le jeune âge, croît verticalement ; *Balais de sorcière polystypes*, dans le cas où l'altération se ramène à de la polycladie au voisinage d'une attaque locale.

3° L'*hypertrophie* est l'altération parasitaire la plus importante ; malgré la variété de ses modes histologiques, c'est un phénomène défini : croissance excessive des tissus de l'hôte au voisinage d'un mycélium abondant.

4° L'étude des Balais de sorcière monotypes du Sapin et de l'Airelle met en évidence la loi suivante : *une tige subissant une hypertrophie générale et précoce croît verticalement*.

5° La comparaison du Balai de sorcière et de la cime normale du Sapin est valable *morphologiquement* (croissance verticale, disposition foliaire), mais aussi *anatomiquement* (hypertrophie). Ainsi le cas de la cime confirme la loi précédente, mais il empêche de l'interpréter comme une relation de cause à effet.

(1) Cette étude systématique a été l'occasion de mainte description nouvelle (notamment celle du Balai de sorcière de *Juniperus Oxycedrus* L., provoqué par *Gymnosporangium gracile* Pat.).

BIBLIOGRAPHIE (1)

- ANDERSON (1). — Comparative anatomy of the normal and diseased organs of *Abies balsamea* affected with *Æcidium elatinum* (*Botan. Gaz.*, t. XXIV, 2, 1897).
- BARY (DE) (1). — Ueber den Krebs und die Hexenbesen der Weisstanne (*Bot. Zeit.*, t. XXV, 1867).
- BETHEL (1). — Notes on some species of *Gymnosporangium* in Colorado (*Mycologia*, t. III, 1911).
- CAVADAS (1). — Étude morphologique, histologique et cytologique d'une myco-cécidie (*Dipl. ét. sup.*, Nancy, 1922).
- DIETEL (1). — Uredinales (ENGLER-PRANTL, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, t. I, 1**, 1900).
- DUFRENOY (1). — Les tumeurs des Résineux (*Thèse de Paris*, 1925).
- DUMÉE et MAIRE (1). — Remarques sur le *Zaghouania Phylliræe* Pat. (*Soc. mycol. France*, t. XVIII, 1902).
- ERIKSSON (1). — Studien über den Hexenbesenrost der Berberitze (*Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl.*, t. VIII, 1, 1896).
- ERIKSSON (2). — Fortgesetzte Studien über die Hexenbesenbildung bei der gewöhnlichen Berberitze (*ibid.*, t. VIII, 2, 1902).
- FENTZLING (1). — Morphologische und anatomische Untersuchung der Veränderungen welche bei einigen Pflanzen durch Rostpilze hervorgerufen werden (*Inaug. Diss. Freiburg-i.-Br.*, 1892).
- FISCHER (ED.) (1). — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Rostpilze (*Beitr. z. Kryptogamenflora d. Schweiz*, t. I, 1898).
- FISCHER (ED.) (2). — Fortsetzung der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über Rostpilze (*Ber. schweiz. bot. Ges.*, t. XI, 1901).
- FISCHER (ED.) (3). — *Æcidium elatinum* Alb. et Schw., der Urheber des Weiss-tannenhexenbesens, und seine Uredo-und Teleutosporenform (*Zeitschr. Pflanzenkrankh.*, t. XI, 1901).
- FISCHER (ED.) (4). — *Id...*, zweite Mitteilung (*ibid.*, t. XII, 1902).
- FISCHER (ED.) (5). — Die Uredineen der Schweiz (*Beitr. z. Kryptogamenflora d. Schweiz*, t. II, 1904).
- FISCHER (ED.) (6). — Ueber die durch parasitische Pilze (besonders Uredineen) hervorgerufenen Missbildungen (*Verhandl. schweiz. naturforsch. Ges.*, 89. Jahresversammlung in St-Gallen).

(1) Cette bibliographie est une liste de travaux fournissant une documentation utile sur les déformations provoquées par les Urédinées. Certains mémoires dont l'intérêt est autre, notamment des travaux physiologiques, ont été cités dans le texte et ne sont pas rappelés ici, afin de ne pas nuire à l'homogénéité de l'index.

- FISCHER (Ed.) (7). — Studien zur Biologie von *Gymnosporangium juniperinum* (*Zeitschr. f. Bot.*, t. I, 11, 1909).
- FRANK (1). — Die Krankheiten der Pflanzen, II. Aufl., II. Bd, 1896.
- GASSNER (1). — Ueber einen eigenartigen *Uromyces* auf *Passiflora foetida* (*Ber. d. bot. Ges.*, t. XL, 1922).
- GÉNEAU DE LAMARLIÈRE (1). — Sur les mycocécidies des *Roestelia* (*Rev. gén. Bot.*, t. X, 1898).
- GÉNEAU DE LAMARLIÈRE (2). — Sur les mycocécidies des *Gymnosporangium* (*Ann. Sc. nat., Bot.*, IX, 2, 1905).
- GÆBEL (1). — Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908.
- GUINIER (1). — La « Dorge » ou « Chaudron » du Sapin (*Bull. trim. Soc. forest. Franche-Comté*, 1922).
- GUTTENBERG (VON) (1). — Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen, 1905.
- HARIOT (1). — Les Urédinées, 1908.
- HARTIG (1). — Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten, III. Aufl., 1900.
- HARTMANN (1). — Anatomische Vergleichung der Hexenbesen der Weisstanne mit den normalen Sprossen derselben (*Inaug. Diss. Freiburg-i.-Br.*, 1892).
- HEALD (1). — Manual of plant diseases, 1926.
- JACKSON (1). — A new rust of economic importance, *Gymnosporangium Blasdaleanum* (*Phytopathology*, t. IV, 1914).
- KERN (1). — A biologic and taxonomic study of the genus *Gymnosporangium* (*Bull. N. Y. botan. Garden*, t. VII, 1911).
- KLEBAHN (1). — Die wirtswechselnden Rostpilze, 1904.
- KLEBAHN (2). — Uredineæ (*Kryptogamenflora der Mark Brandenburg*, Va, 1914).
- KÜSTER (1). — Die Gallen der Pflanzen, 1911.
- KÜSTER (2). — Pathologische Pflanzenanatomie, III. Aufl., 1925.
- LINDAU (1). — Bemerkungen über Bau und Entwicklung von *Æcidium Englerianum* (*Englers Jahrbücher*, 1893).
- MAC ALPINE (1). — The rusts of Australia, 1906.
- MAGNIN (1). — Observations sur le parasitisme et la castration chez les Anémones et les Euphorbes (*Bull. scient. Nord. Fr. Belg.*, 1891).
- MAGNUS (1). — On *Æcidium graveolens* Shuttlew (*Annals of Botany*, t. XII, 1898).
- MAGNUS (2). — *Puccinia Rübsaameni*, eine einen einjährigen Hexenbesen bildende Art (*Ber. d. bot. Ges.*, t. XXII, 1904).
- MAGNUS (3). — *Uropyxis Rickiana* P. Magn. und die von ihr hervorgebrachte Krebsgeschwulst (*Hedwigia*, t. XLV, 1906).
- MAIRE (1). — Cf. DUMÉE et MAIRE.
- MAIRE (2). — La biologie des Urédinales (*Progressus rei botanicæ*, t. IV, 1911).
- MER (1). — Le Chaudron du Sapin (*Rev. gén. Bot.*, t. VI, 1894).
- MOREAU (1). — Observations sur des *Anemone nemorosa* L. parasités par des Urédinées (*Soc. bot. Fr.*, t. LXII, 1915).
- MÜLLER (1). — Der Entwicklungsgang des *Endophyllum Euphorbiæ-silvaticæ* (D. C.) Wint. und der Einfluss dieses Pilzes auf die Anatomie seiner Nährpflanze, *Euphorbia amygdaloides* L. (*Centralbl. Bakter.*, 2, t. XX, 1907).
- PATOUILLEARD (1). — *Cæoma conigenum* (Note sur un cône de Pin déformé par une Urédinée) (*Journal de Botanique*, t. X, 1896).

- PEGLION (1). — Ricerche anatomiche sopra i tumori delle foglie e rami di Pero causati dal parassitismo della *Ræstelia cancellata* (*Rivista Patol. veg.*, t. II, 1893).
- PLOWRIGHT (1). — A monograph of the british Uredineæ and Ustilagineæ, 1889.
- SCHRÖTER (1). — Entwicklungsgeschichte einiger Rostpilze (*Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl.*, t. I, 3, 1875; t. III, 1, 1879).
- SCHRÖTER (2). — Die Pilze Schlesiens, 1889 (*Cohns Kryptogamenflora von Schlesien*, t. III, 1).
- SORAUER (1). — Handbuch der Pflanzenkrankheiten, IV. Aufl., III. Bd.: Die pflanzlichen Parasiten (II. Teil.), 1923.
- STÄMPFLI (1). — Untersuchungen über die Deformationen welche bei einigen Pflanzen durch Uredineen hervorgerufen werden (*Hedwigia*, t. XLIX, 1909).
- STEWART (1). — An anatomical study of *Gymnosporangium* galls (*Amer. Journ. of Botany*, t. II, 1915).
- STEWART (2). — Notes on the anatomy of *Peridermium* galls (*ibid.*, t. III, 1916).
- SYDOW (1). — Monographia Uredinearum, 1904-1924.
- SZAFER (1). — Anatomische Studien über japanische Pilzgallen (*Bull. internat. Ac. Sc. Cracovie*, 1915).
- TEIKICHI FUKUSHI (1). — Studien über den Apfelrost, verursacht von *Gymnosporangium Yamadæ* Miyabe (*Journ. Coll. Agric., Hokkaido Imper. Univers.*, t. XV, 1925).
- TISCHLER (1). — Untersuchungen über die Beeinflussung der *Euphorbia Cyparissias* durch *Uromyces Pisi* (*Flora*, t. CIV, 1912).
- TISCHLER (2). — Ueber latente Krankheitsphasen nach *Uromyces*-Infektion bei *Euphorbia Cyparissias* (*Englers Jahrbücher*, t. L, 1914).
- TUBEUF (1). — Pflanzenkrankheiten, durch kryptogame Parasiten verursacht, 1895.
- VUILLEMIN (1). — Notes mycologiques (*Bull. Soc. Sc. Nancy*, 1890).
- VUILLEMIN (2). — Association parasitaire de l'*Æcidium punctatum* et du *Plasmodium pygmaea* chez l'*Anemone ranunculoïdes* (*Soc. bot. France*, 22 juin 1894).
- WAKKER (1). — Ueber den Einfluss parasitischer Pilze auf ihre Nährpflanzen (*Jahrb. wiss. Bot.*, t. XXIV, 1892).
- WEIMER (1). — The origin and development of the galls produced by two cedar rust fungi (*Amer. journ. of Bot.*, t. IV, 1917).
- WERTH (1). — Zur Kenntniss des *Sempervivum-Rostes* (*Centralbl. f. Bakter.*, 2, t. XXXVI, 1913).
- WÖRNLE (1). — Anatomische Untersuchungen der durch *Gymnosporangium* Arten hervorgerufenen Missbildungen (*Forstlich-naturwiss. Ztg.*, t. III, 1894).
- ZIMMERMANN (1). — Sammelreferate über die Beziehungen zwischen Parasit und Wirtspflanze, Nr. 2: Die Uredineen (*Centralbl. Bakter.*, 2, t. LXV, 1925).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

- Phot. 1. — Tige de Menthe portant deux rameaux latéraux déformés par *Puccinia Menthae*. — 1 : 1,5.
Phot. 2. — Feuille de *Spiræa Ulmaria* portant sur la nervure principale des hypertrophies à *Triphragmium Ulmariae*. — 1 : 2.
Phot. 3. — Feuille d'*Anemone coronaria* partiellement envahie par *Ecidium punctatum* (zone attaquée reconnaissable à sa découpeure moins fine). — 1 : 2.
Phot. 4. — Rameau normal de *Juniperus Oxycedrus*. — 1 : 5,6.
Phot. 5. — Rameau de *Juniperus Oxycedrus* prélevé dans un Balai de sorcière à *Gymnosporangium gracile*. — 1 : 5,6.

PLANCHE II

- Phot. 6. — Rameau de *Juniperus Oxycedrus* portant latéralement un petit Balai de sorcière à *Gymnosporangium gracile* (défeuillaison artificielle, pour montrer la direction des pousses). — 1 : 4.
Phot. 7. — Balai de sorcière du Genévrier, défeuillé. — 1 : 3,8.
Phot. 10. — Balai de sorcière du Sapin : trois rameaux sortent côte à côte du même Chaudron. — 1 : 5.
Phot. 13. — Branche latérale du Sapin, se terminant en Balai de sorcière. — 1 : 3,2.
Phot. 15. — Trois pousses de Sapin, âgées de trois mois : de gauche à droite, cime, Balai de sorcière, branche latérale. — 1 : 1,54.

PLANCHE III

- Phot. 8. — Balai de sorcière du Sapin, sur une branche latérale. Type à « port de Sapin ». — 1 : 6,9.
Phot. 9. — Jeune Balai de sorcière, âgé de trois mois, sur une branche latérale du Sapin. — 1 : 3.
Phot. 11. — Balai de sorcière du Sapin, à l'état de défeuillaison hivernale. Polycladie très intense sur un Chaudron. — 1 : 7,7.
Phot. 12. — Jeune Balai de sorcière, âgé de trois mois, s'élevant obliquement sur une branche latérale du Sapin. — 1 : 4,35.
Phot. 14. — Balai de sorcière du Sapin. Type « en forme de balai ». — 1 : 9,6.

PLANCHE IV

- Phot. 16. — Tige d'Airelle entièrement envahie par *Pucciniastrum Göppertianum* ; deux jeunes pousses se détachent de la tige principale du Balai de sorcière. — 1 : 1.
Phot. 17. — Plant de Serpolet partiellement envahi par *Puccinia caulicicola* (tiges dressées les plus hautes). Échantillon d'herbier du Muséum d'Histoire naturelle. — 1 : 1.
Phot. 18. — *Phyllirea media* portant deux pousses déformées par *Zaghouania Phyllireæ*. Échantillon d'herbier du Muséum d'Histoire naturelle. — 1 : 1.
Phot. 19. — Balais de sorcière de *Gymnosporangium Kernianum* sur *Juniperus Utahensis*, [Reproduction d'une photographie de Bethel (1).]

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

GÉOLOGIE. — Histoire du détroit du Poitou pendant les temps secondaires.

ZOOLOGIE. — La reproduction des Aphides.

Vu et approuvé :

Paris, le 20 Avril 1929.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

C. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR
DE L'ACADÉMIE DE PARIS,
S. CHARLÉTY.



1



2



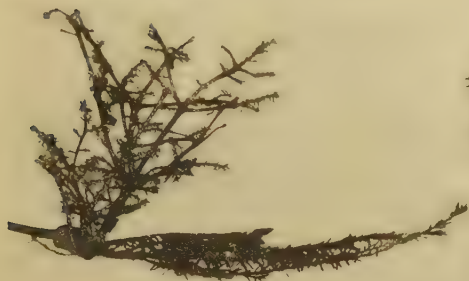
3



4



5



8



11



9



14



12



